3.

ÜBER

ELECTRISCHE VORGÄNGE

IM

SEHORGANE.

VON

PROF. DR. W. KÜHNE UND DR. J. STEINER.

MIT 13 HOLZSCHNITTEN UND 2 TAFELN.

ABDRUCK AUS BD. IV, HEFT 1/2 DER UNTERSUCHUNGEN AUS DEM PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTE DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. W. KÜHNE.

HEIDELBERG.
CARL WINTER'S UNIVERSITÄTSBUCHHANDLUNG.
1881.

ÜBER

ELECTRISCHE VORGÄNGE

IM

SEHORGANE.

VON

PROF. DR. W. KÜHNE UND DR. J. STEINER.

MIT 13 HOLZSCHNITTEN UND 2 TAFELN.

HEIDELBERG.
CARL WINTER'S UNIVERSITÄTSBUCHHANDLUNG.
1881.

Alle Rechte vorbehalten.

16/1202

Ueber electrische Vorgänge im Sehorgane.

Abdruck aus Bd. IV, Heft 1/2 der Untersuchungen aus dem physiologischen Institute der Universität Heidelberg herausgegeben von Prof. Dr. W. Kühne.

Unter den objectiven Zeichen des Erregungszustandes nehmen electrische Vorgänge eine so hervorragende Stelle ein, daß man schwer begreift, wie der Strom der Electrophysiologie so lange an den Sinnesorganen vorbeigehen konnte, wo jedes an die Stelle subjectiver Effecte tretende Erkenntnißmittel besonders willkommen erscheinen mußte. Es ist keine Uebertreibung, wenn behauptet wird, die Sinneslehre werde eine physiologische erst von der Zeit an, da man über die nervösen Vorgänge, welche in den peripheren Organen vor dem Beginne des psychischen Actes vollendet sind, etwas wissen könne. Um so merkwürdiger ist es, daß die unzweideutigsten Zeichen objectiver und electrischer Natur an einem der vornehmsten Sinnesorgane entdeckt werden konnten, ohne mehr als beiläufige Theilnahme bei Physiologen oder Aerzten erweckt zu haben und daß es eines vollen Decenniums bedurfte, bis man aufhörte, die auf Belichtung im Auge erfolgenden electrischen Stromschwankungen zu ignoriren und dieselben zu verwerthen begann. Wir könnten eine Reihe verbreiteter Lehrbücher nennen, welche jener von *Holmgren* entdeckten Thatsachen gar nicht gedenken, andere, welche ihrer nur beiläufig erwähnen, und wissen außer einer den Gegenstand direkt behandelnden, ebenfalls meist übergangenen englischen Veröffentlichung keine Untersuchung über das Sehen anzuführen, die darauf Bezug nähme. Niemand scheint

z. B. nur daran gedacht zu haben, welche Stütze der Lehre von den positiven Sehempfindungen nach beendeter Belichtung schon in *Holmgren*'s Beobachtungen enthalten war und wenn man irgendwo etwas von der Begeisterung für die electrophysiologische Untersuchung des Auges wiederfinden wollte, welche lange vorher aus der kurzen Erzählung des frühesten darauf zielenden, freilich erfolglos gebliebenen Versuchs bei *du Bois-Reymond* zu vernehmen war, so würde man vergeblich suchen.

Auch wir sind erst seit der deutschen Publication *Holmgren*'s in diesen „Untersuchungen“ [1]) in die Lage gekommen, auf jene Arbeiten so einzugehen, wie es an dieser Stelle geschehen wird, nachdem wir bei früherer Gelegenheit zwar den Druck jener Uebersetzung und Erweiterung der älteren Arbeit abgewartet, die unsrige[2]) aber bereits in experimenteller Beziehung gänzlich, in redactioneller bis auf die nothwendigsten Herrn *Holmgren* schuldigen Einschiebungen abgeschlossen hatten. Inzwischen haben wir uns auch von der vollkommenen Selbstständigkeit der 1874 erschienenen Untersuchungen von *Dewar* und *M'Kendrick*[3]) überzeugt und erfreulichen Anlaß gefunden, denselben gerechter zu werden.

Die genannten um 11 und 7 Jahre zurückliegenden Untersuchungen über Bulbus- oder Retinaströme sind, abgesehen von sprachlichen und äußeren Schwierigkeiten, denen ihre Verbreitung unterlag, vermuthlich deßhalb so wenig beachtet worden, weil entweder das gewählte Object für zu verwickelt, oder die beobachteten Erscheinungen für zu geringfügig und schwer demonstrirbar gehalten wurden. Seit wir indeß mit Zahlen die erstaunlichen und überaus regelmäßigen electrischen Wirkungen der isolirten

[1]) Vergl. Bd. III. S. 278.

[2]) Ibid. S. 327.

[3]) On the Physiological action of light. Transact. of the R. Soc. of. Edinburgh. Vol. XXVII. p. 141.

Retina zu belegen vermochten, wird auf einen Umschlag dieser Meinungen zu hoffen sein und um denselben zu begünstigen, ist es zweckmäßig, zunächst der Zuverlässigkeit und der außerordentlichen Empfindlichkeit unseres Objectes, sowie der Sicherheit der Beobachtungsmittel das Wort zu reden.

Nach mehrjähriger Vertrautheit mit der Untersuchung der Retinaströme dürfen wir behaupten, daß die im Folgenden zu behandelnden Erscheinungen mit erheblich größerer Evidenz durch ganz andere, wuchtigere numerische Daten festzustellen sind, als man es bei derartigen Beobachtungen, wenigstens an Nerven gewohnt ist und daß deren Constanz mit allen an Muskeln und Nerven constatirten Thatsachen electrischer Natur mindestens wetteifert, der Art, daß unter tausenden von Versuchen kaum sog. Ausnahmen oder Regelwidrigkeiten auftauchen und gar nicht vorkommen, wenn Präparate zweifelhaften Herkommens, unbekannter Frische oder ungenügender Herstellung und namentlich ungenaue Einschaltung zwischen die ableitenden Electroden vermieden werden, eine Sicherheit, welche in Rücksicht auf die allerdings vorhandene, vergleichsweise zu Muskeln und Nerven größere Veränderlichkeit mancher Netzhäute besonders schätzbar ist. Hinsichtlich der Empfindlichkeit des Objectes wissen wir im Voraus, daß Jeder, der das Gebiet unter Beachtung weniger, fast selbstverständlicher, den Lichtschutz vorwiegend betreffender Vorsichtsmaßregeln betritt, die gewagtesten Erwartungen übertroffen finden wird, da das Galvanometer mit der Retina verbunden nahezu jede Lichtspur anzeigt, die er selber wahrnimmt. Fügen wir hinzu, daß des Purpurs gänzlich beraubte Netzhäute, an denen der Anblick nicht die geringsten Veränderungen durch Licht mehr zu erkennen vermag, sich am Galvanometer noch lange unfehlbar erweisen, während andererseits zum Sehen thatsächlich untauglich gewordene Netzhäute keine electrischen Vorgänge auf Lichtzutritt oder -Entziehung darbieten, so dürfte die bisherige un-

verdiente Zurücksetzung des Studiums der electrischen Erscheinungen im Sehorgane anderer Auffassung weichen.

Vorrichtungen und Beobachtungsweise.

Hinsichtlich des verwendeten Galvanometers, der Tangentenbussole mit Spiegel und Fernrohrablesung, astasirtem, aperiodisch beweglichem Magneten verweisen wir auf unsere schon citirte Abhandlung. Die Dunkelströme wurden in der Regel vor den Belichtungen compensirt, zuweilen, wenn der Strom sehr schwach oder rasch veränderlich war und die Veränderlichkeit zwischen den Belichtungen verfolgt werden mußte, nicht compensirt. Bei beständigerem Strome wurde die Leitung zum Objecte im Laufe einer Versuchsreihe häufig gesperrt, um den Nullpunkt zu corrigiren, besonders an Tagen mit stärkeren Schwankungen der Declination. Die meisten Versuche wurden Vormittags bei durchschnittlich recht beständiger Declination ausgeführt. Daß die Thonstiefelelectroden oft auf Ungleichartigkeit geprüft und die Ausgleichung durch längeres Geschlossenbleiben bewirkt wurde, braucht kaum angeführt zu werden. Da sich Belege finden werden, daß die Widerstände der Präparate wenig wechselten, sind im Allgemeinen nur die durch die Ablenkungen des Magneten direkt ermittelten Schwankungen der Intensität verzeichnet, auf welche sich die Beobachtung rascher Schwankungen ohnehin zu beschränken hatte. Nur bei den während der Belichtung länger anhaltenden Ablenkungen wurde auch die Aenderung der electromotorischen Kraft durch das Compensationsverfahren gemessen, ebenso die *E. K.* der Dunkelströme. Während wir früher die Belichtung gewöhnlich nach Beendigung der ersten Ablenkungen meist schnell unterbrochen hatten, haben wir jetzt, wo es thunlich war, das Licht länger wirken lassen, gewöhnlich 15—20 Secunden, in einzelnen Fällen, wo die Constanz der die anhaltende Beleuchtung begleitenden Ausschläge Interesse hatte, 30—60 Secunden und länger

Da das Einstellen und Ablesen am Compensator und das Notiren der Ausschläge am Fernrohre in ungenügendem Lichte beschwerlich werden, wurde das Galvanometer mit Zubehör im hellen Zimmer aufgestellt, während die Electroden und Belichtungsvorrichtungen in einem direkt benachbarten Dunkelzimmer vollkommenster Einrichtung, wohin die sorgfältig isolirten Leitungen durch eine Holzwand führten, Platz fanden. Kleine Klappen in der Wand unterhielten den mündlichen Verkehr zwischen beiden Räumen. Alle Präparationen geschahen vor rein rothem Lichte, einzelne, besonders angeführte Fälle ausgenommen. Wo nicht Anderes ausdrücklich bemerkt wird, ist nur von Präparaten die Rede, welche mindestens zwei Stunden vor dem Tode im Dunkeln gehaltenen Thieren entnommen wurden.

Zur Ableitung der Präparate dienten die bekannten Thonstiefelelectroden, jedesmal, wenn sie die Retina selbst, den Glaskörper oder die Linse berührten, mit den a. a. O. beschriebenen vorbereiteten Froschlungen überzogen. Bei Versuchen am ganzen Auge wurde dieses mit der Cornea auf ein horizontales Diaphragma aus Hartgummi gelegt, dessen Bohrung von einem niedrigen kreisförmigen Thonwalle umrahmt worden und von dem Spiegel in der Trommel eines älteren *Oberhæuser*'schen Mikroskops Licht erhielt. Der schwere Fuß des Instrumentes bildete nach Entfernung des Körpers ein sehr solides Gestell zur Anlegung der Thonstiefel einerseits für die Cornea an den Thonring, andrerseits an die hintere Fläche der Sclera oder an den Stumpf des N. opticus.

Dem Einwande, daß thermische Erscheinungen oder Wirkungen unsichtbarer Wärmestrahlen statt solcher sichtbaren Lichtes Täuschungen herbeiführten, nochmals zu begegnen, scheint nicht überflüssig, schon weil uns selbst gelegentlich wieder Mißtrauen in dieser Richtung aufstieg. Im Allgemeinen verwendeten wir das Licht eines 50—75 Ctm. von den Electroden entfernten Gas-Argand-Brenners, dessen Effecte aber nicht die geringste Aen-

derung nach Einschaltung einer 18 Ctm. betragenden Wasserschicht erfuhren. Nach dem Durchgange durch starke, aus grünem und cobaltblauem Glase combinirte Plattensätze nahm natürlich die Wirkung der Intensitätsverringerung entsprechend ab, ohne jedoch unerheblich zu werden. Andererseits konnte ein außen berußter, mit siedendem Wasser gefüllter Literkolben oder ein im Dunkeln gerade nicht mehr sichtbar glühender kupferner Löthbolzen dem Präparate auf 1 Ctm. genähert werden, ohne daß sich das Scalenbild im Fernrohre verschob, und es schien sogar, daß in dieser Entfernung wenigstens nur eine durch Unterschieben der Wärmequelle unter die Electroden erzeugte Erwärmung Ausschläge erzeugte. Dieselben betrugen niemals mehr als 4 Scalentheile, zeigten in der Regel positive Stromesschwankungen an, auch wo Licht sonst negative ergeben hätte und unterschieden sich von allen durch Licht bewirkten durch langes Anhalten und das Fehlen jäher Rückschläge nach Entfernung des Anlasses. Dieselbe Indolenz gegen Wärmestrahlen wurde an Netzhäuten bemerkt, die reich an Fuscin oder mit Pigmentepithel bedeckt waren.

I. Untersuchungen am Froschauge.

A. Stromschwankungen an der isolirten Retina.

Zahlreiche Wiederholungen unserer Versuche an diesem Objecte bestätigten die darüber schon gemachten Mittheilungen so vollkommen, daß wir jetzt auch die frühere reservirte Form der die Beleuchtung von der Stäbchenseite betreffenden Darstellung fallen lassen dürfen, denn es ist die Orientirung der Retina zwischen den Electroden für das Sichtbarwerden der Schwankungen in der That eben so gleichgültig, wie die eines Nerven, wenn man nur die Punkte größerer Spannungsdifferenz beibehält. Dies kann selbstverständlich scheinen; man möge aber erwägen, daß die Retina gewöhnlich nur von einer Seite mit der ganzen Fläche, von der andern in möglichst geringer Ausdehnung abgeleitet wird,

um hier Licht zulassen zu können, wobei Unterschiede, je nachdem die spitze Electrode die Faser- oder die Stäbchenseite berührte, nicht von vornherein für unmöglich gelten konnten. Ferner war es etwas anderes, ob das Licht auf dem natürlichen Wege von vorn oder nach einer intraretinalen, die gewöhnlichen Verhältnisse bei Seite setzenden Brechung zu den ihrem Orte nach uns noch gänzlich unbekannten Gewebselementen trat, auf die es beim Sehacte oder für die electrischen Vorgänge ankommt. Außerdem hatten wir Ursache ausgedehntere Erfahrungen über die Erfolge der rückseitigen Netzhautbeleuchtung abzuwarten, weil die dazu erforderliche Einschaltung des Präparates erheblich schwieriger ist, als die umgekehrte. Die von der Pars ciliaris begrenzte Netzhaut legt sich nämlich mit der Stäbchenseite wie von selbst über die halbkuglige Lungenfläche der unteren Electrode, worauf der Glaskörper abfließt; dagegen muß man ihr einigen Zwang anthun, um die Faserseite nach unten zu bringen und häufig ringsum nachhelfen, sowohl um den Glaskörper aus der flachen Kuppel abrinnen zu lassen, als um die sich zur Faserseite einrollenden Ränder so zu glätten, daß bis zur Peripherie nur die negative Stäbchenseite oben liegt. Wird dies genügend beachtet, so fallen die Resultate denen der Belichtung von vorn vollkommen gleich aus und es ist selbst nicht schwierig, dies mehrfach an derselben Netzhaut festzustellen, indem man die Membran abzieht und wendet.

Je frischer das Präparat und je vorsichtiger es isolirt und ausgebreitet worden ist, desto größer ist im Allgemeinen der Dunkelstrom und um so mächtiger werden die Schwankungen in den 3 Momenten des Kommens, des Bleibens und des Erlöschens des Lichtes. Wegen des fast regelmäßigen ersten raschen Sinkens des Dunkelstromes ist es kaum möglich, die Schwankungen von Anfang an so erfolgen zu lassen, daß man ein deutliches Bild davon gewinnt und außerdem empfingen wir den Eindruck,

als ob die ersten Belichtungen dieselben immer rasch förderten, wie wenn das von andern erregbaren Geweben bekannte merkwürdige „Ansprechen“ auch für die Retina gelte. Obschon der erste Dunkelstrom die Prognose auf die Leistungsfähigkeit und Haltbarkeit des Präparats stellen läßt, haben wir doch kein gesetzmäßiges Verhältniß des jeweiligen Dunkelstromes zu den Schwankungen wahrnehmen können, sondern diese sowohl bei kaum erkennbarer Wirkung in der Dunkelheit, als bei verkehrt gewordenem Strome ihrer Natur und Größe nach unverändert gefunden.

Das Bild der Schwankungen ist dieses: mit dem plötzlichen Kommen des Lichtes entwickelt sich die erste positive rasch bis zu ihrem Maximum und folgt darauf mit jähem Rückschlage die negative, ebenfalls mit solcher Geschwindigkeit ihr Ende fast erreichend, daß die Zahlen der Scala gerade erkennbar vorüber wandern; bald darauf bleibt das Bild unbewegt 20—30 Sec., bei sehr guten Präparaten minutenlang und schlägt bei plötzlichem Erlöschen des Lichtes mit derselben Geschwindigkeit, wie bei den beiden ersten Ausschlägen durch den Nullpunkt und darüber hinaus zurück, um endlich etwas langsamer den Nullpunkt zu erreichen; vergl. Fig. 1. Da der Abschnitt *c d* die erste positive Schwankung *b c* in der Regel übertrifft, so haben wir denselben früher schon als negative Schwankung benannt und diese ist gewöhnlich so bedeutend, daß das Verhältniß am geeignetesten ausgedrückt wird, indem man *b c* als positiven Vorschlag zu *c d* bezeichnet.

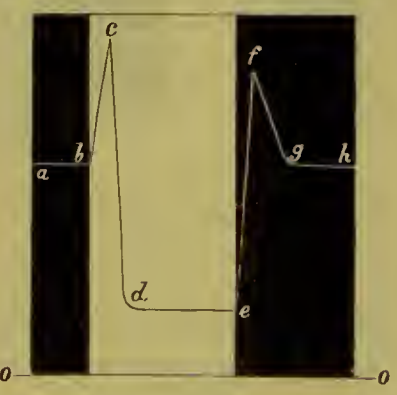


Fig. 1.

Wo die negative Schwankung mäßig, der Dunkelstrom aber klein ist (Fig. 2 *A*), tritt mit dem Kommen des Lichtes sogleich nach dem Vorschlage Umkehr des Stromes ein, die während der

Dauer der Belichtung anhält; dieselbe ist übrigens auch bei Dunkelströmen mittleren Werthes und großen Schwankungen sehr häufig; vergl. Fig. 2 *B*.

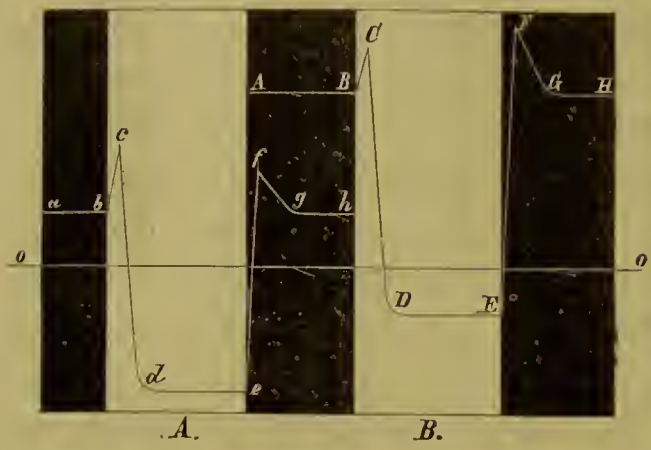


Fig. 2.

Außer diesen ächten negativen Schwankungen kommen solche vor, welche richtiger als Decremente der ersten positiven bezeichnet werden; das Bild (Fig. 3) dieses Verhaltens ist zwar das seltenere, wird aber so vorwiegend von den allerfrischesten und dauerhaftesten Präparaten erhalten, daß wir es für das den normalen Verhältnissen im Auge am nächsten kommende halten müssen, wofür noch gewichtige Gründe mitzutheilen bleiben.

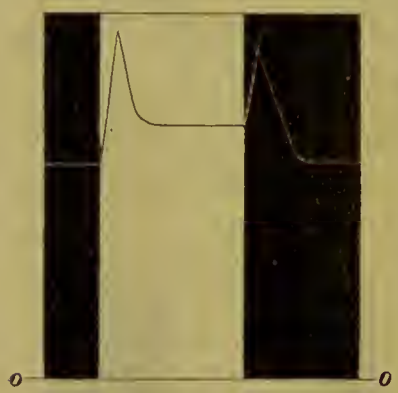


Fig. 3.

Ueber die Größenverhältnisse der beiden positiven Schwankungen ist z. Zt. kaum eine Regel anzugeben: das Bild fällt bald zu Gunsten der ersten Schwankung, bald umgekehrt aus, aber unzweifelhaft erhält sich die zweite mit dem Erlöschen des Lichtes auftretende am längsten. Schwache und minimale erste positive Schwankungen, auf welche nach dem Ablauf der negativen noch sehr kräftige positive folgen, sind etwas ungemein Häufiges. Dennoch pflegt im Anfange die erste + S. zu überwiegen, worauf sich das Verhältniß zunächst umkehrt, um mit dem Zunehmen der negativen wieder das Anfangsbild hervortreten zu lassen. Wir haben indeß auch größere positive Schlußschwankungen auf sehr bedeutende negative und auf starke Stromumkehr folgen gesehen (vergl. Fig. 4).

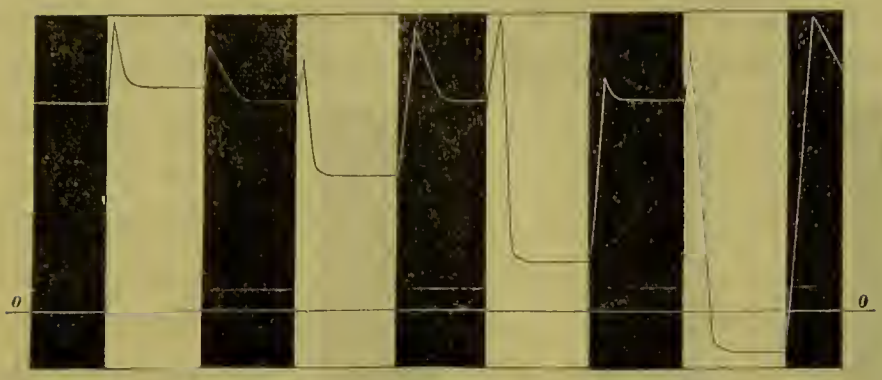


Fig. 4.

Im Allgemeinen nehmen die Schlußschwankungen bei steigendem Dunkelstrom ersichtlich zu, bei abnehmendem ab, aber man ist dann oft über ihre wahre Größe im Zweifel und wird namentlich wo es sich darum handelt festzustellen, ob das Phänomon überhaupt noch vorhanden ist oder nicht, die Fälle vorziehen, wo das Fehlen bei steigendem, die Anwesenheit bei sinkendem Dunkelstrome zu erkennen sind; vergl. Fig. 5. Sinkt der Dunkelstrom schnell und tief genug, so kann die positive Schlußschwankung auch den Anschein eines Decrements der während der Beleuchtung vorangegangenen negativen annehmen, aber es steht dieser Auffassung, wenigstens für den Frosch und abgesehen von den nahezu todten Netzhäuten der Umstand entgegen, daß die negative Schwankung erstens ganz plötzlich aufhört, wenn die Beleuchtung abbricht und daß der Dunkelstrom darauf zweitens nicht allmählich weiter sinkt, sondern erst, nachdem er plötzlich um einen großen Bruchtheil abgenommen hat (vergl. Fig. 6 *A*). Nur wo diese Erscheinungen fehlen und die Curve der negativen Schwan-

Fig. 5.

kung wie schleichend wieder zurückgeht, wird man sagen können, daß der Eintritt der Dunkelheit keine besondere Reaction hervorrufe; wirklich ereignet sich dies während des Schwindens der letzten Erregbarkeitsreste und an allen Netzhäuten sämmtlicher Thiere (vergl. Fig. 6 *B*).

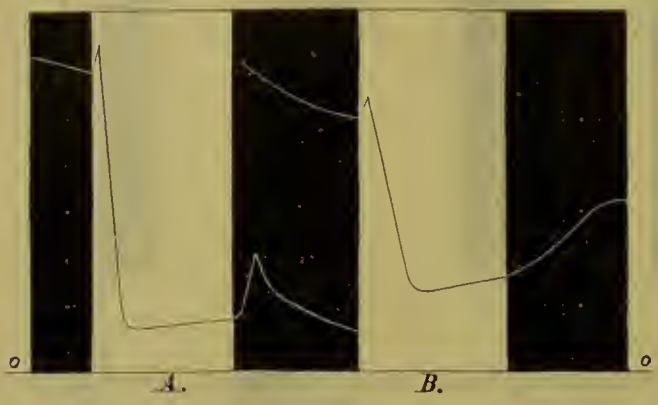


Fig. 6.

In unserer ersten Abhandlung (Bd. III, S. 354) wurde erwähnt, daß die Netzhäute im Leben belichteter Augen sowohl direkt, wie nach mehrstündigem Dunkelaufenthalte bei 0° entweder einen äußerst geringen positiven Vorschlag beim Kommen des Lichtes oder nur eine negative Schwankung zeigten. Demselben Verhalten begegneten wir fast bei der Hälfte der jüngst verwendeten Winterfrösche trotz tagelangem Dunkelaufenthalte in geheizten Räumen, mehr bei großen als bei kleinen Thieren und kürzlich an den soeben hervorkriechenden, sehr trägen Frühjahrsexemplaren mit auffallend trockener Haut. Anders als an den vorgenannten absterbenden Netzhäuten (Fig. 7 *A*) besteht die Erscheinung hier bei kräftigem und haltbarem Dunkelstrome *(B)* und weicht auch die negative, mit constanter Größe während minutenlanger Belichtung anhaltende Schwankung erst der kräftigen positiven Schwankung am Eintritte der Dunkelheit.

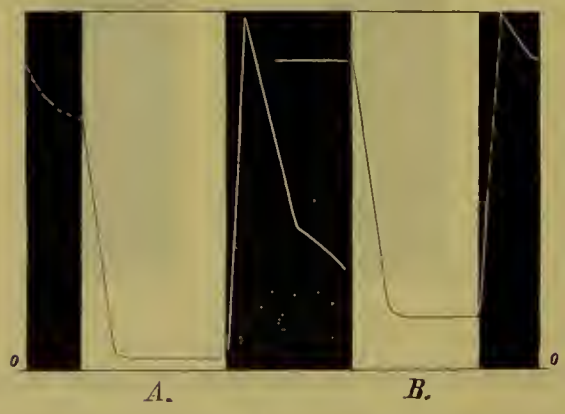


Fig. 7.

Soll endlich noch das Verhältniß der negativen Schwankung zu ihrem positiven Vorschlage bezeichnet werden, so darf als

Regel hingestellt werden, daß dieselbe, sei es als Decrement des Vorschlages, sei es als echte Stromabnahme auftretend, um so größer ausfällt, je kleiner der erste Stromzuwachs beim Kommen des Lichtes ist. Am imposantesten tritt sie dem entsprechend in allen den Netzhäuten auf, wo die erste positive Schwankung am meisten den Namen des Vorschlages verdient, vollends, wo man über diesen im Zweifel ist, oder wo ein solcher wirklich fehlt, also in dem auf zahlreiche Weisen herstellbaren Zustande, der unter den Winterfröschen so häufig ist.

Die vorstehende Uebersicht wird genügen, von der Mannichfaltigkeit der Erscheinungen eine Vorstellung zu geben und irrigen Meinungen zu begegnen, welche sich aus Erfahrungen über ein geringeres Material entwickeln könnten. Wer z. B. die Froschretina ausschließlich im Winter untersuchte, könnte leicht auf den Gedanken kommen, dieselbe verhalte sich der aller übrigen Thiere gleich, während dies, um es vorgreifend zu erwähnen, in Wahrheit so unzutreffend ist, wie es *Holmgren* schon von den Bulbusströmen ausgehend erwiesen hat.

a. Gesetz der constanten Spannungsänderung.

Mit diesem Namen kann eine an allen bisher untersuchten Netzhäuten der verschiedensten Thierclassen trotz zahlreicher sonstiger Differenzen des electromotorischen Verhaltens ansnahmslos gefundene, für jedes Erregbarkeitsstadium und für jede Belichtungsart gültige Gesetzmäßigkeit benannt werden, welche kurz diese ist: Der Wechsel der Richtung des Dunkelstromes ist ohne Einfluß auf Eintritt, Folge, Verlauf und Größe der photoelectrischen Schwankungen, aber diese erhalten sämmtlich entgegengesetzte Vorzeichen.

Es wurde schon erwähnt, daß der Dunkelstrom anfänglich in der Regel rasch, dann langsamer sinke, ohne wesentliche Folgen für die Schwankungen. Das Sinken kann jedoch bis zum

Stromwerthe 0 gehen, ohne daß hierin eine Aenderung eintritt; sobald das Sinken im Dunkeln aber zu kaum wahrnehmbarer Umkehr des Stromes führt, nimmt dieser Strom durch Licht erst ab, dann zu, durch Lichtentziehung abermals ab, bei jeder Abnahme bis zur Umkehr. Die drei Schwankungen sind also der Reihe nach statt + − + jetzt − + − geworden, oder sie liegen über der Abscissenaxe 0, nachdem sie dieselbe geschnitten, genau so, wie vorher. Nimmt die Stromumkehr weiter zu, so daß der neugerichtete Strom, wie oft geschieht, die Werthe des normalen erreicht, so fällt das graphische Bild der Schwankungen unter Bewahrung vollkommener Congruenz mit dem früheren gänzlich unter die Abscisse. Vergl. Fig. 8.

Fig. 8.

Welches die Ursache der Stromumkehr sei, ist augenblicklich nicht zu sagen; wir sahen dieselbe zu allen Jahreszeiten, freilich häufiger im Winter, sehr häufig bei den großen ungarischen Fröschen entstehen, fanden sie aber auch nicht selten an den frischesten Netzhäuten. Oft pflegt der Strom nach einiger Zeit im Dunkeln oder nach einigen Belichtungen wieder normale Richtung anzunehmen; in andern Fällen trat die Umkehr im Laufe der Versuche an einer Netzhaut vorübergehend auf und wiederholte sich, nachdem der alte Strom inzwischen wieder erschienen war. Am häufigsten dürfte die Erscheinung an abster-

benden oder ermüdeten Präparaten sein, wo auf keine Rückkehr des normalen Stroms mehr zu hoffen ist.

Das Gesetz der Umkehr der Erregungsschwankungen durch Wenden des Dunkelstromes bedeutet offenbar, daß die Rück- und Vorderfläche der Netzhaut im erregten Zustande unter allen Umständen immer denselben Spannungsdifferenzen zutreiben, welche Spannungen auch vor dem Belichten bestanden, oder daß die Stäbchenseite ganz unabhängig von der Richtung des Dunkelstromes 1. mit dem Beginne der Belichtung, bei normalem Strome, stärker negativ, bei verkehrtem, weniger positiv bis negativ, — 2. während der Dauer des Lichtes, normal, weniger negativ bis positiv, verkehrt, positiver, — 3. mit Entziehnng des Lichtes, bei richtigem Strome, wieder negativer, bei falschem, weniger positiv bis negativ wird gegen die Faserseite. Oder:

Stäbchenseite
(gegen Faserseite.)

	Normal	Verkehrt
Im Dunkeln:	—	+
1. Licht kommend:	stärker —	schwächer + bis —
2. Licht bleibend:	schwächer — bis +	stärker +
3. Licht fort:	stärker —	schwächer + bis —

Das Gesetz gewährt einen hoch schätzbaren praktischen Vortheil, indem es den Beobachter des Galvanometers in den Stand setzt, nach Ablauf einer einzigen Belichtung sofort zu wissen: 1. wie die Retina zwischen den Electroden orientirt worden, 2. ob sie richtigen oder verkehrten Dunkelstrom habe, — oder ad. 1 zu entscheiden, auch wenn gar kein Strom vorhanden ist. Wie sicher man sich des Vortheils bedienen kann, erfuhren wir oft genug, indem zufällige Verwechslung der Electroden damit entdeckt, oder indem entschieden wurde, was leichter und

gelegentlich ebenso unvermeidlich wie unbeabsichtigt vorkommt und ohne Abheben und genauere Betrachtung des Präparates in gutem weißem Lichte gar nicht zu entscheiden ist, ob die Netzhaut mit der falschen Seite nach oben zwischen die Electroden gerathen war.

Unverkennbar ertheilt das Gesetz der constanten Spannungsänderung den photoelectrischen Schwankungen den Charakter von „Actionsströmen“ und deutet deren Ursachen zugleich als chemische an.

b. Verhältniß der photoelectrischen Schwankungen zu den Belichtungsmomenten.

Wie zusagend es auf den ersten Blick scheinen mag, die erste Doppelschwankung der Wirkung des kommenden Lichtes, die anhaltende Stromabnahme dem dauernd wirkenden, die letzte positive Schwankung dem Uebergange zur Dunkelheit zuzuschreiben, so lehrten doch Belichtungen mit dem Funken der Leidener Flasche, daß sämmtliche drei Schwankungen auch nach instantaner Belichtung auftreten. Indem wir eine *Holz*'sche Maschine mit einer aus 2 kleinen Flaschen bestehenden Batterie 75 Ctm. von der Retina entfernt aufstellten und die Schlagweite am Entlader wechselten, konnten wir durch Drehen an der Kurbel Funken von sehr verschiedener Länge und Lichtintensität einzeln oder in wechselnder Folge wirken lassen. Da man seit *Galvani*'s Urexperiment weiß, wie solche Entladungen zur Erde abgeleitete Froschschenkel aus weiter Entfernung durch die Luft zum Zucken bringen, haben wir natürlich nicht versäumt nachzusehen, ob das Galvanometer beim Ueberspringen der Funken keine Ausschläge zeige, während das Funkenlicht durch einen Schirm von schwarzer Pappe von der eingeschalteten Retina abgeblendet wurde. Da dies bestimmt nicht der Fall war, wenn die Abblendung vollkommen genug erreicht wurde, überdies auch in den Kreis mit Längs- und Querschnitt aufgenommene Froschnerven während rascher Funkenreihen keine Spur von Ausschlägen veranlaßten, so

durften wir auf reine Lichtwirkungen rechnen. In der Mehrzahl der Fälle erzeugten einzelne Funken eine einzige negative Schwankung von raschem Verlaufe und je nach der Funkenlänge von 1—10 mm, von verschiedener Größe (4—80 Scth.), aber die Retina ermüdete davon augenscheinlich schnell, so daß der Dunkelstrom in den Pausen oft nicht zur alten Größe zurückkehrte und die Schwankungen mit jedem neuen Funken erheblich schwächer ausfielen, ja später durch Reihen sich rasch folgender Funken kaum bis zur Anfangsgröße zu treiben waren. Daß die letzteren, anhaltenderen Schwankungen keinem positiven Vorschlage folgten, war ohne Weiteres zu sehen; dieselben schienen aber auch mit keiner positiven zu schließen, da der Rückgang zum Dunkelstrome mit auffälliger Langsamkeit verlief. Schon in der Meinung, daß Instantanbelichtung nur einfache und zwar negative Schwankung erzeuge, wurden wir durch mehrere Versuchsreihen an offenbar weniger schnell zu ermüdenden Netzhäuten mit constanterem Dunkelstrome zweifelhaft. Es kam nämlich vor, daß der erste Funke nur positive und erst der zweite negative Schwankung erzeugte, oder daß die negativen, später bleibenden, auf eine ganze Reihe positiver folgten; und endlich sahen wir einzelne hellere Funken vielfach alle drei Schwankungen hervorbringen. Besonders wo nur positive Schwankungen auftraten, bewirkten dicht gedrängte Reihen der Funken dauernde Zunahme des Retinastromes so lange die Belichtung anhielt, also ähnliche Superponirung der positiven Schwankung, wie wir früher mit flackerndem Gaslicht erzielt hatten [1]). Der unerwartete Umstand, daß instantane Belichtung an besseren Präparaten die dreifache Schwankung, allerdings unter Wegfall des anhaltenden Theiles der negativen, erzeugt, wie jede gewöhnliche Belichtung, verspricht künftigen Bestimmungen des zeitlichen Verlaufes dieser Vorgänge Vortheile.

[1]) Bd. III, S. 376.

Instantanbeleuchtung.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+74	−10	1 Funke.
	+67	−13	1 „
	+46	−12	1 „
	+46	−19	1 „
	+48	−15	Funkenreihe.
	+48	−15	„
	+56	− 8	1 Funke.
II.	+116	+ 4	1 Funke.
	+100	− 6	1 „
Retina gewendet.	+280 comp.	−10	1 „
	+271 comp.	− 7	1 „
	+265 comp.	−18	Funkenreihe.
III.	+255 comp.	−80	1 Funke.
	+242	0	Funke verdeckt.
	+242	−70	1 Funko.
	+230	−95	Fuukenreihe.
	+208	−12	Reihe schwacher Funken.
	+201	−59	Funkenreihe.

Versuch	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
IV. a	+65	−58	1 Funke.
	+64	+12	1 „
b	−31	− 9	Funkenreihe.
	−30	− 3	1 Funke.
Pigmentirter Augengrund.	?	0	1 „
V. Hellfroseh.	+145	− 5	Funkenreihe.
VI.	+142	+ 5	1 Funke.
		−13	
		+16	
	+137	+ 8	1 „
		−20	
		+13	
	+137	0	Funkenreihe. verdeckt.
	+134	+30	1 Funke.
	+139	+20	Funkenreihe.
		− ?	
		+22	
	+137	+25	1 Funke.

Von den Bulbusströmen erwähnt *Holmgren*, daß sie außer auf Kommen und Gehen des Lichtes auch auf Aenderungen der Intensität während der Belichtung mit Schwankungen antworten. An den Strömen der isolirten Netzhaut ist dies ohne Umstände wahrzunehmen durch die zuckenden Bewegungen der Scala, welche während der die ganze Beleuchtung begleitenden Stromabnahme in dem Maaße auftreten, als die das Präparat beleuchtende Flamme heller wird, wenn der Hahn ruckweise weiter geöffnet wird; und wie unser Auge über eine gewisse Intensitätsgrenze hinaus solche Steigerungen nicht mehr wahrnimmt, so versagten kurz vor Erreichung der größten Helligkeit auch die Bewegungen am Galvanometer. Bei stoßweiße abnehmendem Lichte waren die Erscheinungen, wie im menschlichen Auge die Empfindungsabnahmen

weniger ausgeprägt. Sowohl bei steigender als bei sinkender Intensität wurden nur positive Ausschläge bemerkt.

c. Schwankungen bei schwacher und beschränkter Beleuchtung.

Ohne gegenwärtig eine Bearbeitung des vermuthlich recht exact zu behandelnden Verhältnisses der photoelectrischen Schwankungen zur Lichtintensität bieten zu können, wollen wir uns nicht versagen, wenigstens so viel über die erstaunliche, am Galvanometer kenntliche Lichtempfindlichkeit der isolirten Retina anzuführen, als zur Würdigung und Verbreitung des Untersuchungsverfahrens förderlich scheint.

Schwache Belichtungen.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung.	Belichtung.
I.	+ 53	— 2 + 2	bis zu einem blauen Ringe verkleinerte Argandflamme, 50 Ctm. entfernt.
II.	+162	+ 50 —100 + 43	intensives roth.
	+127	— 10 + 24	Gesicht von naher Kerze beleuchtet; Präparat 75 Ctm. davon entfernt.
	+172	— 10 + 20	ebenso.
	+122	+ 25 — 45 + 35	Kerzenflamme; 1 Meter entfernt.
	+128	+ 2 — 20 + 23	ebenso; Präparat aber beschattet.
	+120	— 5 + 2	ebenso; Kerze 3 Meter entfernt.
	—111	— 2 + 8	ebenso; Präparat weniger beschattet.
	+136	— 6 + 6	Streichholz hinter einem Schirm entzündet. Entfernung 2 Meter.
	+130	+ 7 — 17 + 10	ebenso, ohne den Schirm; Entfernung 3 Meter.
	+132	— 4 + 5	Zug an Cigarette. Entfernung 50 Ctm.
	+130	0	Gerade als roth kenntlicher Löhtholzen; Entfernung 50 Ctm.

Wie man sieht, reagirt das Präparat nahezu auf dieselben Lichtintensitäten, welche auch in unserem Auge deutliche Empfindung erzeugen und wenn es dem menschlichen Auge angesichts des Glühbolzens nachzustehen scheint, so ist zu erwägen, daß die nackte Retina davon nur das zerstreute, durch kein brechendes Medium zu einem kleinen Bilde vereinigte Licht empfing [1]) und daß auch das Froschauge nicht völlig unabhängig von der Erhaltung der Blutcirculation zu denken ist, worauf es wesentlich bei Beantwortung der Frage ankommt, ob der Frosch im Besitze der in dem gerade vorhandenen Ernährungszustande befindlichen Netzhaut geringere Lichtintensitäten wahrnehmen würde, als wir daran mit Hülfe des Galvanometers erkannten. Daß der

[1]) Bei solchem Lichte scheint viel auf die Farbe anzukommen, denn es gelang uns z. B. vortreffliche Wirkungen mit jenen vorwiegend blauem Lichte zu erzielen, das die jetzt käuflichen phosphorescirenden Anstriche aussenden, auch wenn dasselbe äußerst geringe Intensität hatte. Durch Herrn Prof. *Quincke*'s Güte mit einer Sammlung phosphorescirender Pulver aus der Fabrik von *Schuchardt* in Görlitz versehen, stellten wir eine Versuchsreihe mit verschiedenfarbig leuchtenden Röhrchen an, indem wir dieselben 2 Ctm. von der Retina entfernt aufdeckten und wieder verhüllten. Die Resultate waren folgende:

Frosch-retina.	Dunkel-strom in Scth.	Schwan-kung in Scth.	Phosphorescenz-licht.	Frosch-retina.	Dunkel-strom in Scth.	Schwan-kung in Scth.	Phosphorescenzlicht.
I.	+116	0 0	gelbgrün.	II.	+225	(+ 5 −52 +46)	(Gaslicht.)
	+117	−1 +3	gelb.		+181	− 6 +11	Phosphorescenzlicht blau.
	+116	−4 +8	blau.		+165	− 8 +13	"
	+109	−6 +1	blau.		+160	−15 +22	heller blau.
					+161	−21 +30	"

Die hellste blaue Beleuchtung war gleichwol ungenügend, um irgend etwas von dem Retinapräparate sichtbar werden zu lassen.

Rauchversuch in praktischer Beziehung Beachtung verlangt, könnten wir mit mancher ins Dunkelzimmer gelangten Frage und Mahnung belegen.

Ein weiterer Beleg für die hohe Lichtempfindlichkeit der Netzhaut gegen Lichtspuren ergiebt sich aus dem einfachen Versuche, ein Stückchen der hinteren Augenhälfte mit der Vorderseite auf eine Lungenelectrode zu legen, die Rückseite an der Sclera abzuleiten und nicht mehr Licht zutreten zu lassen, als nöthig ist, um das Präparat eben zu erkennen. Es erfolgen darauf jedesmal deutliche Ausschläge, sei es weil die Chorioïdea zuweilen nicht ganz undurchsichtig ist, oder weil etwas Licht von den Schnitträndern her seitlich in die Retina eindringt.

Das letztere Experiment veranlaßte einige Versuche mit localer Belichtung. Die Netzhaut wurde möglichst vom Glaskörper befreit gegen eine fast papierdünne, mit einem Loche von 1 mm Durchmesser versehene Platte aus Hartgummi, so glatt als es ging, ausgebreitet und mittelst der Unterlage in einer verticalen Ebene an einer Stelle fixirt, wohin zuvor auf weißem Grunde das sehr kleine scharfe Bild eines am Sciopticon angebrachten Spectralspaltes entworfen war. Um die Membran an ihrem Orte bequem ableiten zu können, war das Loch der Platte gleich anfangs mit einer geeigneten Froschlunge, die an der Vorderseite nur eine leichte knopfartige Erhebung unter der Retina bildete, ausgestopft worden, deren anderes Ende gegen die Electrode lehnte. Vorn berührte die zweite, von oben her zuragende, gekrümmte Electrode die Faserseite in ungefähr gleicher Ausdehnung, wie die hintere die Stäbchenseite. Das Bild wurde mittelst der Projectionseinrichtung an die gewünschten Stellen der Retina geführt, durch Abblenden nach Belieben ausgelöscht oder erzeugt.

Belichtung durch kleinste Bilder.

Ableitung etwa 2 mm. neben der Papille.

Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
+108	−6 +4	Bild unten.
+102	−7 +2	„ „
+ 91	−6	„ noch tiefer.
+ 91	−5 +6	„ höher.
+ 83	−9 +4	Bild den Electroden näher.
+ 79	+2 −9 +3	Ganze Fläche schwach beleuchtet.
+ 72	−2 +2	Bild seitlich, ganz am Rande.
+ 65	+2 −5 +2	Streichholzflamme.

Aus der Tabelle ist zu entnehmen, daß die am weitesten vom Ableitungsorte auffallenden Bilder im Sinne der erhobenen Bedenken wirkten: die Schwankungen wurden gering und entbehrten des ersten positiven Vorschlages.

Hiernach scheint es unmöglich, einen Theil der Retina zu belichten, ohne daß nicht von jedem anderen Stromschwankungen abzuleiten wären. Es mag dies so sein, schon weil die electrischen Vorgänge, wenn sie wirklich nur am Orte des Bildes entstehen, innerhalb des flachen breiten Leiters, welchen die Retina darstellt, nicht in der Weise localisirt bleiben können, wie etwa in einem schmalen cylindrischen Nerven oder Muskel; und electrische Reizversuche an der Membran, worin die Reizelectroden ungefähr den Ort des Bildes einnahmen, während die zur Bussole ableitenden Electroden die genannte Anlage hatten, belehrten in der That darüber, wie sehr man sich vor Stromschleifen zu hüten habe[1]).

[1]) Ohne auf diese Beobachtungen viel Gewicht legen zu dürfen, mag bemerkt werden, daß der Versuch nur positive Schwankungen ergab, welche

Es giebt aber noch einen andern, leider unvermeidlichen Umstand, der die Entscheidung auf diesem Wege unmöglich macht und dieser liegt in der Zerstreuung des Lichtes innerhalb der Retina. Wir hatten das von einer Linse entworfene Bild mit Hülfe von Diaphragmen so scharf gemacht, daß es auf der, genau in derselben Ebene, welche nachher das Präparat einnahm, befindlichen weißen Papierfläche aufgefangen dem empfindlichen Auge des im Dunkeln verweilenden Beobachters keine merklichen Zerstreuungskreise zeigte, selbst nicht, wenn das Bildchen dem Auge verhüllt wurde; sobald dasselbe aber auf die Retina fiel, war es undeutlich, eigentlich nur noch ein glitzernder Streif, und die ganze Membran wurde mehr oder minder sichtbar.

d. Dauer der Erregbarkeit isolirter Netzhäute.

Die Thatsache, daß ½ bis 1 Stunde aufbewahrte exstirpirte Froschbulbi gewöhnlich eine schwach oder gar nicht mehr photoelectrisch reagirende Retina enthalten (vergl. Bd. III, S. 359) scheint sowohl dem nach Stunden zu messenden Anhalten der Erregbarkeit isolirter Netzhäute, wie der bekannten, lange bemerkbar bleibenden Verengung der Pupille auf Licht zu widersprechen, falls die Irisreaction am ausgeschnittenen Bulbus wirklich von einer Netzhauterregung ausgeht[1]). In einer Beziehung wird der Widerspruch vielleicht durch unsere früher ausgesprochene Annahme gelöst, daß es sich *im* Bulbus um eine Erstickung handle, wenn man erwägt, daß die an feuchter Atmosphäre befindliche nackte Retina dieser nicht unterliegt; das Folgende wird hierüber und über den zweiten Punkt Aufschluß geben.

Exstirpirte aber unverletzte Bulbi verlieren bekanntlich rasch die ursprüngliche Spannung und sinken später beträchtlich ein.

---

während des Tetanisirens anhielten und bei Rollenabständen am Schlitten, die unbedenklich scheinen könnten, auftraten. Das Inductorium war mit der *Helmholtz*'schen Einrichtung versehen.

[1]) Vergl. *Edgren:* Jahresber. v. Hoffmann u. Schwalbe f. 1878. S. 105.

Untersucht man ihre Netzhaut nach 3—4 Stunden, wenn das Einsinken den höchsten Grad erreicht hat, so findet man sie wirksam, während die 1—2 Stunden alten, wenig gerunzelten Augen unwirksame Retinae enthalten. Die Erregbarkeit kehrt also auch im Bulbus wieder, ähnlich, obschon nicht bis zu dem Grade, wie wenn man eine im Auge nach einer Stunde scheintodt gewordene Netzhaut zwei Stunden an feuchter Luft im Dunkeln hält. So wird es denn auch begreiflich, daß Netzhäute, welche 24 Stunden in der feuchten Kammer aufbewahrten Augen entnommen werden, noch Reste der photoelectrischen Reaction aufweisen.

Exstirpirte Bulbi 24 St. bei 12°C. in feuchter Luft erhalten.

Versuch.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+ 40	— 1	weiß.
	+ 1	— 5	„
	— 7	+ 5	„
		— 3	
II.	+ 78	—11	roth.
		+ 4	
	+ 70	—10	weiß.
		+ 4	
	comp.	—10	„
		+ 3	
III.	+106	— 6	roth.
		+ 2	
Auge z. Th. hell gehalten.	+ 96	— 8	weiß.
		+ 3	
IV.	+105	—15	roth.
		+ 5	
Auge z. Th. hell gehalten.	+ 83	—18	weiß.
		+ 2	
Retina, ohne Zusatz, 24 Stunden in feuchter Luft.			
	+ 55	+ 3	weiß.
		— 2	
		+ 2	
	+ 52	+ 5	„
		— 2	
		+ 1	
Retina ½ St. in NaCl 0,5 pCt.			
	+ 89	+ 1	weiß.
		— 3	
		+ 3	

Die hier verzeichneten Resultate auf scheintodt gewesene und wiederbelebte Retinae zu beziehen, berechtigt uns außer den vorgenannten Beobachtungen die ältere Erfahrung über die Erholung in CO_2 erstickter Retinae durch Lüftung (Bd. III, S. 361), und wenn die Erholung im Bulbus nicht so vollkommen ist, wie man es nach dem Verhalten nackter Retinae vielleicht verlangt, und nach der CO_2-Erstickung leicht erzielt, so wird dies daran

liegen, daß die O- und CO_2-Diffusion durch die starken Hüllen des Auges zu langsam ist. Auch ist daran zu erinnern, daß die Dauer des Scheintodes durch Erstickung von Einfluß auf die Geschwindigkeit und den Grad der Erholung ist.

Ob die intraocularen Druckänderungen auf die Gasdiffusion im exstirpirten Bulbus besondern Einfluß haben, wäre wegen des merkwürdigen Umstandes, daß die Retina, wenn der Bulbus noch gespannt ist, erstickt, nachher, wenn er schlaff ist, sich erholt, zu untersuchen. Jedenfals werden die Netzhäute nach 24 Stunden schwächer lichtreagirend gefunden, wenn der Bulbus in NaCl-Lösung von 0,5 pCt. liegt und nicht einsinkt, sondern prall bleibt. Vier so behandelte Froschaugen gaben zwei Retinae mit verkehrtem, zwei mit normalem Dunkelstrome; alle Schwankungen betrugen nur — 2 bis — 4 und + 1 bis + 2 Scth. und erschienen ausschliesslich beim Kommen des Lichtes.

Das gewohnte Mittel isolirte Gewebe mit NaCl von 0,5 bis 0,75 pCt. zu erhalten, schlägt bei der Netzhaut fehl. In den meisten Fällen wurden in flache Schichten der Salzlösungen versenkte Retinae schon nach 30 Min., sicher nach 1 Stunde reactionslos gegen Licht gefunden und nach dem Liegen an feuchter Luft nicht wieder erregbar, trotz wohl erhaltenem, normalem Dunkelstrome. Die richtige Lösung zur Lebendconservirung dieser Gewebe ist also noch zu suchen und schwerlich im Glaskörper der zugehörigen Augen zu finden, da alle Netzhäute darin bekanntlich quellen und opak werden, um so eher, je mehr man der Flüssigkeit Zutritt zu beiden Seiten der Membran oder zu den Schnitträndern gestattet.

Das beste Mittel, die Netzhaut im isolirten Zustande erregbar zu erhalten, das wir angeben können, besteht in der Ausbreitung über die zum Ueberziehen der Electroden präparirten Froschlungen und Aufbewahren in der feuchten Kammer, und da es dann auch ungefährlich ist, sie mit kleinen Tropfen NaCl-

Lösung zu befeuchten, so giebt es wenigstens eine Art, um direkte Vergiftungsversuche daran anzustellen. Wir haben dazu eines der wesentlichsten Gewebsgifte, das Chlorkalium, verwendet und gefunden, daß dasselbe in Lösungen von $^1/_2$ pCt. aufgetröpfelt, gewöhnlich in 5 Min., sicher in 10 Min. die Retina völlig unfähig macht, auf Licht electrisch zu reagiren. Der Dunkelstrom erhielt sich so lange normal.

In ähnlicher Weise läßt sich die Wirkung des Chloroforms schnell demonstriren, dessen es sonst großer Mengen und längerer Aufnahme, mindestens bis zur allgemeinen, auch das Herz betreffenden Reactionslosigkeit bedarf, um die Schwankungen der Retina stark herabzusetzen oder aufzuheben. Unvollkommen narkotisirt gab die Netzhaut zunächst keine erste positive Schwankung mehr, die beiden andern Schwankungen schwächer; aber wie die gänzlich reactionslos gewordene, stärker chloroformirte nach 2stündigem Liegen an reiner feuchter Luft wieder alle drei Schwankungen aufwies, so gab die schwächer betroffene nach kaum einer Stunde den positiven Vorschlag wieder.

Unter den am lebenden Frosche verwendeten Giften haben wir als wirksam Pilocarpin und salicylsaures Natron zu nennen, nicht Atropin und Curare[1]), doch bedarf es bei ersteren, von denen das Salicylat beim Menschen das Sehvermögen stark herabsetzen soll, beträchtlicher Dosen.

Vergiftung mit Pilocarp. mur. 0,1 gr.

Nach 6 St. Herz schlägt.

Versuch.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.
I. a	+ 20	— 10 + 2	Gasflamme.
Retina gewendet.	+ 13	— 9 + 3	„

[1]) Die Schwankungen der Bulbusströme fanden *Dewar* und *M'Kendrick* nicht beeinflußt von Curare, Santonin, Atropin, Morphin und dem Extract der Calabarbohne.

Versuch.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.
	+ ?	— 4 + 2	roth.
	+ ?	— 5 + 2	weiß.
b	+ ?	— 5	„
		0	„

2 Stunden nach der Vergiftung.

II.	—122[1])	— 1 + 3 — 3	Gasflamme.

Vergiftung mit 0,5 gr. salicyls. Natron.

Nach 2½ Stunden; Herz reactionslos, Muskeln und Nerven noch erregbar.

III.	+ 77	0	Gasflamme.

3 Stunden nach 0,1 gr. salicyls. Natron.

IV.	+158	+ 17 — 55 + 21	Gasflamme.
	+197	+ 15 — 62 + 23	„

6 Stunden nach Vergiftung mit 0,1 gr. Atropin. sulf.

V. a	+205	—109 + 90	roth.
	+191	—155 + 70	weiß.
b	+225	— 90 + 51	„
	+ 72	+ 1 — 31 + 24	roth.
	+ 57	+ 2 — 32 + 18	weiß.

[1]) Das negative Vorzeichen des Dunkelstromes bedeutet hier und in allen folgenden Tabellen abnorme, umgekehrte Richtung des Retinastromes.

B. Electrische Vorgänge am ganzen Auge.

Die vorstehenden Beschreibungen des electromotorischen Verhaltens der Retina sind nicht ganz in Uebereinstimmung mit den Angaben der früheren Beobachter, welche statt der Retina den Augapfel oder Stücke desselben benutzten. *Holmgren*, bei dem sich bis jetzt freilich keine numerischen Angaben finden, stellt für den Froschbulbus das Grundgesetz auf, wonach 1. das Kommen des Lichtes eine positive Schwankung, 2. Lichtentziehung abermals + S. erzeugen; er spricht sich aber weder im Allgemeinen über das Verhalten des Stromes während der Dauer des Belichtens aus, noch über irgend eine der ersten positiven Schwankung unmittelbar folgende Erscheinung. Dagegen erhielten *Dewar* und *M'Kendrick*, welche über die Vorgänge zwischen den beiden Schwankungen etwas erwähnen, am Froschbulbus ähnliche Resultate, wie wir an der Retina, nämlich unter Umständen nach der ersten + S. bald ein geringes Zurückgehen dieser, bald einen Umschlag zu wirklich negativer, zuweilen sogar, wie wir es an veränderten Netzhäuten fanden, beim Kommen des Lichtes nur — S. Sollte der erstere Fall beim Bulbus als die Regel betrachtet worden sein, so würde derselbe mit *Holmgren*'s Worten vereinbar bleiben, da eine bloße Abnahme der + S., ohne wirkliches Herabgehen unter die Höhe des Dunkelstroms, auch in den Begriff einer + S. aufgenommen werden kann, jedenfalls die Bezeichnung negativer Schwankung nicht ohne Weiteres verdient. Indeß ist dieses Verhalten bei der isolirten Retina jedenfalls das seltenere und die echte negative Schwankung so sehr die überwiegende Erscheinung, daß wir, in der Meinung, *Holmgren*'s Angaben müßten auch für die Retina selbst Geltung haben, und in dem Wunsche mit einem so sorgfältigen Beobachter ins Einvernehmen zu kommen, zu verfehlten Erklärungsversuchen gelangten, welche sachkundigen Lesern unserer vorigen Abhandlung wol erkennbar geworden sind. Im Augenblick glauben wir nicht zu

irren, wenn wir die vorausgesetzte Uebereinstimmung des Verhaltens zweier so verschiedener Objecte, wie des ganzen Auges und der nackten Netzhaut fallen lassen und auch nach der Aeußerung *Holmgrens* über eigene, von ihm an der letzteren angestellte Beobachtungen, diese für das nehmen, wofür er sie selbst ausgab, nämlich als ganz gelegentliche, zur beiläufigen Stütze des Ausspruches, daß die electrischen Erscheinungen am Bulbus vornehmlich von der Retina herrührten, vorgebracht. Aus den Sätzen[1]): *„Denselben Gegensatz findet man auch, wenn man die isolirte Retina für sich dazu benutzt, obwohl es sich von selbst versteht, daß dieses weiche Gebilde weniger brauchbar ist zu eingehenden Untersuchungen dieser Art.“* — — *„— — Daß es mir mitunter, wenn auch lange nicht immer gelungen ist, dieselbe Schwankung an der isolirten Retina selbst zu demonstriren.“* — — und aus dem Umstande, daß diese Sätze in keiner der schwedischen Publicationen *Holmgrens* (vergl. dessen Anmerk. Bd. III, S. 313), sondern erst 10 Jahre später in der deutschen Veröffentlichung Aufnahme fanden, geht überdies hervor, daß das Object z. Zt. als es den in Rede stehenden Untersuchungen dienen sollte, noch keineswegs dazu brauchbar hergerichtet zu werden pflegte, wie man es jetzt freilich mit Hülfe der inzwischen üblich gewordenen Handgriffe, die trotz ihrer Einfachheit doch erst gelehrt werden mußten, leicht vermag. Damit und durch den weiteren Umstand, daß auch die leere Hohlschaale des Augengrundes oder Stücke dieser sich nicht dem Bulbus, sondern der isolirten Retina gleich verhalten, sind jetzt alle Schwierigkeiten gehoben.

Was man an der isolirten Retina niemals, am frischen Bulbus ausnahmslos sieht, ist das Fehlen des negativen Nachschlages beim Kommen des Lichtes, m. a. W. das Anhalten des ersten Stromzuwachses während der ganzen Dauer der Belichtung, ohne jegliches Decrement und dies bezeichnet so sehr das Normalverhalten (vergl. Fig. 9 *A*), daß wir z. B. aus den graphischen

[1]) Bd. III, S. 298 u. 313.

Darstellungen von *Dewar* und *M'Kendrick*, welche nirgends den glatten, zur Abscisse parallelen Verlauf des von der ersten bis zur zweiten positiven Schwankung reichenden Curvenstückes, den wir während minutenlanger Belichtungen zu constatiren vermochten, zum Ausdruck bringen, mit Sicherheit auf die Verwendung verletzter, ermüdeter oder absterbender Bulbi *(B)* schließen können.

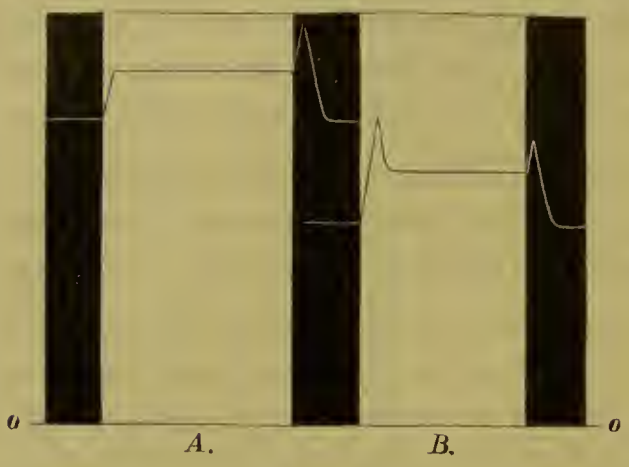


Fig. 9.

Der Dunkelstrom des Froschbulbus ist von *Holmgren* schon so ausführlich erörtert, daß wir uns beschränken, nur auf die Constanz und Größe desselben aufmerksam zu machen. Bei starker Anordnung fliegt das Scalenbild in der Regel schnell aus dem Bereiche des Fernrohres, so daß überhaupt nur mit dem Compensator zu beobachten ist. Dagegen imponiren die Schwankungen auf Belichtung ungleich weniger als bei der Retina: hier an Ausschläge von 50—150 Scth. gewöhnt, muß man am Bulbus gewöhnlich mit 20 Scth., oft mit kaum halb so vielen zufrieden sein; doch sind uns ausnahmsweise 50—60 Scth. vorgekommen. Gleichwohl genügen ungemein geringe Lichtintensitäten zur Erzeugung unzweifelhafter, ablesbarer Ausschläge, wie dies *Holmgren* schon anführte und *Dewar* und *M'Kendrick* bestätigten, denen Mondlicht dazu nicht versagte, obschon jene minimalen Lichtspuren, deren Wirksamkeit uns an der nackten Retina überraschte, wie das Glimmen einer Cigarette, Bescheinen mit phosphorescirenden Pulvern u. dergl. für den Bulbus unzureichend sind. Wenn man überhaupt nur Wirkung am Galvanometer sehen will, so kommt daher nicht viel auf Einrichtungen

und Belichtungsweise an, denn man braucht dazu nur einen Bulbus von einem beliebigen Poikilothermen aus der Orbita zu nehmen, ohne weitere Präparation mit dem vorderen und hinteren Pole zwischen die Thonstiefel zu bringen und irgend welches mäßige Licht zutreten zu lassen. Wer den einfachen Versuch machen will, wird sicherlich von dem Erfolge überrascht sein und sich entweder wundern, daß derselbe so lange unbekannt geblieben, oder Mißtrauen gegen die Mitwirkung der Netzhaut fassen, obgleich weder Stücke pigmentirter Haut, noch sonst irgend ein Organ oder Gewebe Gleiches zum Vorschein bringen.

Da der Bulbus außer der Retina noch so vieles andere enthält, daß er für uns nach der langen Beschäftigung mit der ersteren ein neues Feld der Bearbeitung darstellte, sind wir dem Schicksal nicht entgangen, ebenfalls mancherlei mißtrauische Bedenken widerlegen zu müssen, bevor wir die überraschenden Wirkungen des Lichtes sämmtlich glaubhaft fanden. Unsere schon beschriebene Einrichtung zur Beleuchtung des Froschauges gestattete z. B. das Licht allein durch die Cornea einfallen zu lassen und es, indem man den Spiegel verhüllte, von der Retina fern zu halten. Eine einfache Controle gegen thermische Wirkung unsichtbarer Strahlen schien es daher zu sein, indem man das Licht plötzlich auftauchen und bei verdeckter Cornea nur auf die Sclera wirken ließ. Unvermuthet erschienen darauf die gewohnten Schwankungen, nur schwächer als bisher; da aber Einschalten des Wasserkastens daran nichts änderte, mußte doch Licht ins Innere des Auges gedrungen sein. In den meisten Froschaugen ist dies wesentlich das durch den Sehnervenstumpf und die Papille eindringende, vollkommen genügende Licht, denn wenn man den Opticusansatz möglichst vom Lichte abwendet und mit der Electrode gut bedeckt, fallen die Schwankungen gewöhnlich fort. Zum Unglücke galt dies jedoch für die ersten Augen, an

denen die Erscheinung bemerkt wurde, nicht[1]); es mußte also noch Licht durch die tiefschwarze Chorioïdea zur Netzhaut gelangen und eine genaue Untersuchung dieser Augen ergab wirklich, daß sie, mit schwarz verklebter Papille in ein passendes Loch eines großen schwarzen Schirms gefaßt, gegen helles Licht gehalten und durch die Cornea betrachtet innen gelblich erleuchtet schienen. Dieselbe Beobachtung nur an dem Augengrunde (sammt der Retina) angestellt, zeigte die Ursache in einer sehr kleinen unweit der Papille gelegenen helleren Stelle, seltener in allgemeiner Durchsichtigkeit der ganzen Chorioïdea. Am Frosche war dies bisher unbekannt[2]) und es gilt auch nur für eine Minorität dieser Thiere; doch schien es häufig bei den großen Exemplaren zu sein, fast constant bei den ungarischen[3]).

[1]) **Bulbus.**

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.	Bemerknngen.
I.	+318	+12	Licht durch Cornea.	
	comp.	+10	Licht fort.	
	+291	+ 7	"	
		+ 4		
	+317	+ 6	nur von der Seite u.	
		+11	durch die Sclera.	
	+319	+ 2	nur durch d. Sclera.	
		+ 4		
	+313	+ 2	Fast glühender Bolzen sehr nahe an Sclera.	
	+376	+ 5	L. durch Sclera	
		+ 6		
	+283	+ 2	" "	Opticusstumpf dem Lichte entzogen.
		+ 7		
		+ 3	" "	"
		+ 7		
II.	+200	+ 8	durch Cornea allein.	
		+ 8		
	+200	+15	durch Cornea, Sclera u. Papille.	
		+15		
	+200	+10	durch Sclera allein.	Opticusstumpf verdeckt.
		+ 9		

[2]) Vergl. Bd. I, S. 230.

[3]) Bei den ungarischen Fröschen sind auch scharf umschriebene, meist streifenförmige Pseudooptogramme (vergl. Bd. I. S. 232) ungemein häufig.

Die folgenden Tabellen sind bestimmt, zunächst Beispiele für die Größe der am unversehrten Bulbus auftretenden Schwankungen und für das Verhältniß derselben zu einander zu geben.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
I.	+396 Comp.Kupferdraht von 0,8 mm. = 210 mm.	+ 9	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+17	„ fort.	
	+340	+ 6		Ableitung: Cornea und Aequator.
		— 2	„	
		+ 6		
	+381	+11		Ableitung: Cornea und Punkt nahe der Papille.
		— 2	„	
		+ 1		
	+381	+10		„
		— 1	„	
		+13		
	+100	+11		Ableitung: Cornea und etwas hinter dem Aequator.
		— 2	„	
		+14		
II.	+327 (Comp. 85 mm.)	+60	Licht kommt.	Vor 18 Stunden mit großer Dosis Curare vergiftet.
		+ 9	„ fort.	
	+329	+61		
		+ 9	„	
III.	+320 (Comp. 115 mm.)	+ 4	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+ 5	„ fort.	
	+329	+15		„
		— 2	L.	
		0	L. f.	
	+337	+ 6	Licht kommt.	„
		— 2		
		+ 9	„ fort.	
IV. a	+101	+ 2	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+ 3	„ fort.	
b	+280	+ 8		„
		+ 8	„	
V.	— 66	— 5	L.	
		0	L. f.	
	— 61	— 4	L.	
		0	L. f.	
	— 59	— 3	L.	
		+ 4		
		— 1	L. f.	

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
VI. a	+206 comp.	+ 4 + 5	sehr schwaches Licht; weiß.	
	+ 98	+ 1 + 2	grün.	
	+ 97	+ 8 + 8	heller grün.	
	+ 92	+ 5 + 8	„ „	
	+ 93	+ 2 + 2	grün.	
VI. b	+150	+10 +10	weiß.	
	+150	+ 3 + 5	grün.	
VII.	+284	+27 +14	weiß.	
	+259	+10 +10	grün.	
	+261	+0,5 +1,5	grün, sehr dunkel.	
	+262	+ 6 + 8	weiß, sehr schwach.	
VIII.	+195 mm Comp.	+ 7 — 3 + 1	weiß.	
	+170 „ „	+ 6 — 3 + 1	weiß.	
	+ 65 „ „	+ 5 —13 + 3	weiß.	Bulbus geknetet.
IX. a	+183	+ 3 + 1	weiß.	Frosch 1½ St. in der Sonne, darauf ¼ St. im Dunkeln.
	+194	+ 3 + 1	„	„
b	+212	+ 5 + 1	„	„
X. a	+261 Comp. 80 mm	+ 2 + 0	weiß.	Frosch ½ St. in Eis besonnt.
	„ 73 „	+ 4 + 1	„	„
	„ 70 „	+ 3 + 1	„	„

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
X. b	Comp. 72 mm	+ 4 + 2	weiß.	zweiter Bulbus 1/2 St. im Dunkeln gelegen.
	„ 73 „	+14 + 2	„	„
	„ 77 „	+ 5 + 2	„	„
XI.	Comp. 83 mm	+ 3 + 3	weiß.	2 St. in der Sonne, 3/4 St. im Dunkeln.
	„ 90 „	+ 8 + 4	„	„
	„ 45 „	+ 4 + 5	„	1/2 St. später.
XII. a	+ 49	+ 1 + 1	weiß.	Frosch nach 1 1/2 St. direkt aus der Sonne.
b	+168	+ 3 + 2	„ „	„

Hieraus entnimmt man, daß die beiden Schwankungen in vielen Fällen gleich sind, daß im Allgemeinen die erste die zweite nicht selten stark überwiegt, daß aber auch das Umgekehrte, obwohl am seltensten vorkommt; außerdem, daß für die Bulbusstromschwankungen dasselbe Gesetz wie für die der Retina gilt, nämlich Umkehr ihrer Vorzeichen, wenn der Dunkelstrom wendet. Da die Bulbusströme im Ganzen recht haltbar sind, begegnet man diesem Falle jedoch nur ausnahmsweise.

Sehr in die Augen fallend ist die Abschwächung der Schwankungen durch vorausgegangene starke Belichtung (bis zur Bleichung des Sehpurpurs) und es ist dies eines der vielen Mittel, gegen Licht fast indolente Augen zu erzielen, in denen man die Retina für ähnlich afficirt halten könnte, während diese, sogleich isolirt, noch mächtige Schwankungen zeigt.

Endlich belegt die Tabelle das schon erwähnte Anhalten des ersten Stromzuwachses während der ganzen Belichtungsdauer, welches so sehr die Regel ist, daß selbst ein kleines Decrement zu den Seltenheiten gehört. Echte negative Schwankungen treten

gar nicht auf, es sei denn, daß der Bulbus stark gedrückt oder verletzt worden. Da Letzteres an gewissen Stellen des vorderen Abschnittes beim Säubern des Auges von seinen Muskeln oder durch zu kurzes Abschneiden des Sehnerven leicht unabsichtlich geschieht und nicht immer gleich entdeckt wird, sind hier Irrthümer möglich; einmal mit den Folgen bekannt, wird man nachträglich den Fehler stets entdecken, wenn einmal negative Schwankung constatirt worden ist. Natürlich gilt dies nur für frische Augen, denn nach der Exstirpation häufig und intensiv belichtete oder im Dunkeln absterbende verrathen die innere Alteration oft in derselben Weise, obschon es auch an solchen nicht über das Decrement hinaus zu kommen braucht und der Zustand eher und häufiger durch Schwäche der Schwankungen überhaupt, wie vornehmlich durch Wegfallen der zweiten positiven charakterisirt wird.

Da das Froschauge auf seiner Retina ebenso scharfe Bilder äußerer Objecte empfängt, wie jedes andere gutsehende Wirbelthierauge[1]), so war daran partielle Belichtung der Retina in nicht direkt oder minder günstig abgeleiteten Gegenden des Augenhintergrundes, die an der isolirten Netzhaut unüberwindliche Schwierigkeiten fand, ausführbar, freilich unter neuen, jetzt die Ableitung betreffenden Hindernissen, indem man sich sagen mußte, jeder Punkt der hinteren Retinafläche werde von der Sclera, jeder der vorderen vom Glaskörper etc. und der Cornea abgeleitet, namentlich wenn die Electrodenlage den starken Anordnungen folge. Indeß ließ sich die letztere zu Gunsten der Aufgabe variiren und überdies lag in den bekannten Unvollkommenheiten der peripheren (vorderen) Zonen der Retina Anlaß vor, das Experiment nicht zu übergehen. Wir legten die Cornea mit horizontaler Sehaxe gegen ein pupillenweites Loch in einem großen verticalen Pappschirm und setzten hinter diesem die Electroden an den Bulbus, die eine nahe vor den Aequator, die andere eine

[1]) Vergl. Bd. I, S. 231.

Strecke weit dahinter, oder auch die eine soweit thunlich nach hinten, während die andere den Opticusstumpf berührte. Vor dem Schirm wurde ein 75 Ctm. langer Faden befestigt, dessen anderes Ende zu einer Kerze führte. Indem man die Kerze an dem gespannten Faden umherführte und verschiedene Punkte einer Kugelfläche im Raume einnehmen ließ, fielen die Bilder der Flamme auf die zugehörigen Punkte des Augengrundes, z. Th. weit entfernt von dem die Electroden verbindenden Meridiane und nach Wunsch auf centrale und periphere Zonen der Netzhaut.

Schwache Anordnung, vordere Anlage der Electroden.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+13	+17	stark.
	+46	+ 5	Kerze 75 Ctm. entfernt.
	+65	+ 4	Bild zwischen den Electroden ziemlich peripherisch,
	+58	+ 7 + 3	ebenso, centraler.
	+65	+11	Bild central.
	+66	+ 1	Bild peripher, auf der den Electroden gegenüber gelegenen Seite.
	+64	+ 2 + 3	intrapolar, peripher.
	+63	+ 1 + 4	central.
	+73	+ 3 + 4	intrapolar, centralwärts.
	+77	+ 3 + 4	extrapolar, central.

Hintere Anlage der Electroden.

II.	—40	— 2 — 4	Bild central.
	—38	— 5 — 2	extrapolar. andere Seite und ziemlich peripher.
	—36	— 5 — 2	„
	—36	— 3 — 2	intrapolar.
	—34	— 3 — 3	central.
	—36	— 3 — 2	extrapolar.

Wie man sieht sind Differenzen der Schwankungen vorhanden, aber nur da deutlich und verständlich, wo es sich um die Belichtung centraler oder peripherer Theile des Auges handelt.

Electrische Instantanbelichtungen ergaben immer nur einfache positive Schwankungen der Bulbusströme, Reihen von Funken kaum Steigerungen der Ausschläge, die jedoch bald dauernd wurden; eine zweite + (Schluß-) Schwankung nach dem Abbrechen der Reihe ist nicht beobachtet. Da der Bulbus Muskeln und Nerven enthält, die durch entfernt überschlagende Funken betroffen werden könnten, wurde die oben bei der Retina erwähnte Controle durch Abblenden nicht unterlassen; doch erwies sich die Befürchtung als grundlos:

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+166	+6	1 Funke.
	+176	+7	1 „
	+173	+3	1 „
	+168	0	Funken verdeckt.
	+159	0	viele kleine Funken in rascher Folge. Pause.
	+144	+5	Funkenreihe.
	+135	+5	1 Funke.
	+129	+7	rasche Folge.
II.	+277	+5	1 Funke.
	comp.	+4	1 „
	„	+3	Reihe von Funken.
	„	+5	1 Funke.
	„	+6	Funkenreihe.

Im Anschlusse hieran zeigt das Folgende, wie intermittirendes, weniger jäh aufblitzendes Licht, als das der electrischen Funken, die Schwankungen steigert, ähnlich wie Tetanisiren die des Muskel- oder Nervenstromes. Der Nachwirkungen wegen, die uns intermittirendes Licht so bald continuirlich erscheinen lassen, wurden nur geringere Frequenzen angewendet, im Mittel 10—16

pr. Sec. Die Einrichtung war dieselbe, wie bei den Versuchen an der Retina.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+ 80	+ 9 + 5	constant.
	+ 55	+24 0	intermittirend. dunkel.
II.	+362 comp.	+10 +15	constant.
	+345	+47 + 6	intermittirend.
	+346	+45 + 2 +10	intermittirend, plötzlich constant, dunkel.
	+367	+30 + 4 + 6	intermittirend, plötzlich constant, dunkel.

C. Bulbus und Retina.

Nach den im Vorstehenden aufgedeckten Differenzen der vom Gesammtauge und von der Retina allein zu erhaltenden Stromesschwankungen, mußte die Aufgabe, die einen auf die anderen zurückzuführen, von Neuem in Angriff genommen werden. Eine Reihe von Momenten, welche hier im Allgemeinen in Betracht kommen, waren allerdings früher ausgeschlossen worden; wir zählen dahin vor Allem den Einfluß der Pupillen- und Accommodationsmuskulatur, den *Holmgren* eigens untersuchte und an zahlreichen Objecten zu umgehen oder als bedeutungslos zurückzuweisen wußte; ferner die an der entleerten hinteren Hälfte des Auges oder an einzelnen Stückchen derselben gewonnenen Ergebnisse, ja selbst die gelegentlichen Erfolge *Holmgren*'s an der ausgeschlüpften Netzhaut, welche wenigstens so lange Werth behielten, als von den heute in Frage kommenden Details abgesehen werden konnte. Dazu hatten *Dewar* und *M'Kendrick* angegeben, daß der das Epithel vor der Chorioïdea noch enthaltende, der epithellosen Netzhaut aber beraubte Augengrund auf Licht keine

Stromesschwankungen zeige, eine Thatsache, welche wir durch ausführliche Untersuchungen an epithelfreien und epithelbedeckten Netzhäuten befestigten. Alles dies traf jedoch die jetzige Frage nicht, da nicht nur die ganze mit dem Epithel versehene, nirgends angeschnittene Netzhaut, sondern auch der größte Theil der zu den Ausschlußversuchen verwendeten Bulbusabschnitte gegen den unversehrten Bulbus abweichende Stromschwankungen besitzen.

Indem wir jene Theilungen des Auges wieder aufnahmen und eine fortschreitende Reduction desselben versuchten, bemerkten wir, daß man von gewissen, keiner weiteren Verkürzung oder Beraubung an Bestandtheilen mehr bedürfenden Objecten nach Belieben, um es kurz zu sagen, die Bulbus- oder die Retina-schwankungen unmittelbar nach einander erhalten kann. Wenn man das Froschauge so durch einen Kreisschnitt eröffnet, daß nur die vorderen Theile mit Einschluß der Iris entfernt werden und eine, die ganze Retina mit dem Glaskörper, der Pars ciliaris und der Zonula sammt der Linse einschließende Hohlschaale zurückbleibt, so verhält sich diese, bei Ableitung von einem hinteren Punkte an der Sclera und an einem vorderen auf der Linse, fast genau wie das ganze Auge: der Dunkelstrom hat dieselbe Richtung und bedeutende Stärke und die Schwankungen sind während beträchtlicher Zeit und nach vielen Belichtungen rein positive, nur häufig erheblich größer, als vom ganzen Bulbus. Wird die Linse mit großer Behutsamkeit aus der Kapsel genommen, ja selbst die Zonula angeschnitten und die Electrodenlunge direkt in den Glaskörper getaucht, so ändert sich in den electrischen Erscheinungen nichts; es genügt aber mäßig in das Präparat zu blasen, etwas Glaskörper abfließen zu lassen, ein wenig an der Zonula zu rücken oder zu ziehen, um bei der nächsten Belichtung sofort ein Decrement der ersten positiven Schwankung zu erhalten, das bei jeder folgenden wächst und binnen Kurzem

in die echte negative Schwankung übergeht, so daß jetzt alle an der isolirten Retina gewohnten Erscheinungen da sind.

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
I. a	Comp. +100 mm	+11 — 2 +14	L. u. L. c. L. f.	unversehrter Bulbus.
	„ + 95 „	+17 — 6 +29	„	Hohlschaale ohne Linse.
	„ + 95 „	+24 —10 +21	„	„
	„ + 95 „	+20 —10 +21	„	„
	„ + 40 „	+ 6 —16 + 7	„	eine Hälfte der Hohlschaale.
	„ + 45 „	+13 —11 +13	„	die andere Hälfte der Hohlschaale mit der Papille.
	„ + 45 „	+12 —10 +14	„	„
	„ + 10 „	+ 7 —12 + 6	„	1/4 der Retina isolirt.
b	85	+ 5 + 5	„	unversehrter Bulbus.
	85	+ 2 + 2	„	„
	15	+ 2 + 9	„	Hohlschaale mit Linse.
II.	Comp. + 85 mm	+14 — 4 +28	L. u. L. c. L. f.	Hohlschaale mit Linse.
	+ 85	+16 — 4 +21	„	„.
	+ 60	+ 8 —31 +13	„	Linse ohne Vorsicht herausgenommen.
	+ 10	+ 2 —32 +10	„	halbe Hohlschaale.

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
	+ 10	+ 6 −24 + 7	L. u. L. c. L. f.	halbe Hohlschaale.
	+ 35	−23 + 7	„	andere Hälfte der Hohlschaale.
	? abgenommen	+ 1 −13 + 9	„	„
	56 Scth.	+12 −31 +26	„	daraus isolirte Retina.
III. a	Comp. + 85. mm	+61 + 9	L. u. L. c. L. f.	curaresirter Frosch. unversehrter Bulbus.
	+ 60	+55 +15	„	Hohlschaale mit Linse.
	+ 60	+43 +15	„	„
	wenig abgenommen	+12 +24 +15	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	„
	+ 50	+11 − 2 +54	L. u. L. c. L. f.	Linse vorsichtig entfernt.
	+ 50	+12 − 3 +26	„	„
	Comp. + 10 mm	+ 5 − 5 +19	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	Hälfte der Hohlschaale.
	etwas gestiegen	+ 5 − 6 +16	L. u. L. c. L. f.	„
	+ 12	+ 6 −26 + 4	„	isolirte Retina ganz vom Pigmentepithel bedeckt.
b	Comp. ?	+ 5 + 8	„	Hohlschaale. Linse vorsichtig entfernt.
	„ ?	+22 −20 +16	„	Nach 2¼ St. Verweilen in der feuchten Kammer.
IV.	245 Scth. comp.	+ 9 +10	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	Hohlschaale ohne Linse.
	253 Scth. comp.	+ 7 −17 +24	„	im Glaskörper gerührt.

Die Einflüsse, welche zu dem Umschlage führen, sind so geringfügig, daß sie natürlich oft unbeabsichtigt wirken; doch ist man mit sehr fein fassenden Pincetten und untadelhaften Scheeren jedesmal sicher, von dem Präparate nur Bulbusschwankungen zu erhalten, wie man andrerseits oft augenblicklich selbst die durch Einschiebung einer echten negativen charakterisirten der Retina erzielt, wenn man die Zonula etwas nach innen zieht, so daß die einmal etwas abgelöste Netzhaut sich von Neuem an ihre Unterlage zurücklegt. Hiernach wird es begreiflich, daß die Hohlschaale des Augengrundes in den meisten Fällen nicht das Verhalten des Bulbus, sondern das der Retina zeigt, vollends, daß Stücke des Hintergrundes oder Quadranten des Auges, welche ohne Abfließen des Glaskörpers, das die Retina allemal zu lockern scheint, vom Frosche gar nicht herzustellen sind, sich ausnahmslos wie die freie Retina verhalten.

Die in Rede stehenden Differenzen müssen hiernach aus einer die Netzhaut beim Isoliren treffenden Alteration erklärt werden, um so mehr, als wir umgekehrt den geschlossenen Bulbus durch mechanische Insulte, Ermüdung und Absterben, also durch ähnliche Einflüsse dahin bringen können, nach Art der Retina auch mit negativer Schwankung zu reagiren. Jede andere Erklärung scheint durch den Umstand ausgeschlossen, daß in der, ohne absichtliche oder vermeidbare Alteration hergestellten Hohlschaale die Retinaschwankungen nach solchen Eingriffen auftreten, welche keinen andern Inhaltsbestandtheil als die Netzhaut alteriren können und besonders keinen jener Bestandtheile ausschließen, während sich zugleich in den Leitungsverhältnissen nichts ändert.

Der negative Antheil in den Schwankungen der Retinaströme ist also eine Alterationserscheinung, und es entwickelt eine unter Umständen durch nichts anderes wahrnehmbare Störung des Zusammenhanges der Netzhaut mit ihrer natürlichen

Unterlage sofort jenen neuen Zustand, der sich in Abnahme der Negativität der Stäbchenfläche kund giebt. Es wäre unvorsichtig, z. Z. mehr als Meinungen über die tiefere Ursache und Beschaffenheit jener Aenderung zu äußern, aber nahe liegt es, die den Umschlag begleitende Abnahme des Dunkelstromes in derselben Weise aufzufassen, wie das Auftreten der negativen Schwankung, da beide Verminderung der electrischen Spannung zwischen Faser- und Stäbchenseite anzeigen. Indeß darf nicht vergessen werden, daß auch die positiven Schwankungen nach dem Umschlage zunehmen und daß dieselben an Netzhäuten mit minimalem oder verkehrtem Strome außerordentlich groß sein können, was dort freilich auch auf bessere Bedingungen der Ableitung zu beziehen wäre. Da aber die + Schwankungen offenbar auf Grund von sehr plötzlichen Processen, die mit den Momenten des Kommens und Gehens des Lichtes zusammenfallen, eintreten, während die — Schwankung in den Zeitabschnitt nach der Ankunft des Lichtes und weiter in dessen Dauer fällt, so könnte man es während dieser Periode im unversehrten Auge mit Processen zu thun haben, die das Zurücksinken des einmal gestiegenen Stromes verhindern, also mit **regenerirenden** Vorgängen. Um kein Mißverständniß aufkommen zu lassen, mag jedoch hervorgehoben werden, daß die negative Schwankung eines meßbaren Anhaltens der Belichtung nicht bedarf, wie das Auftreten nach dem Bescheinen der Retina mit fast instantanen electrischen Funken beweist.

Solchen Ueberlegungen nachgehend wird man zunächst auf die früher von ganz andern Grundlagen aus gefundene regenerirende Function des Retinaepithels für die Sehzellen geführt und die Ursache der Alteration in einer Lockerung der Stäbchenschicht suchen, oder in dem Eindringen des Glaskörpers zwischen die Sehzellen und deren Deckplatte. Eine mechanische oder durch Eindringen capillarer Glaskörperschichten in die genannten Theile erzeugte Störung konnte hier das Wesentliche sein, obgleich die

wechselnden Zustände lockerer und fester Verbindung, die man zwischen den Epithelbärten und den Sehzellen im Auge findet, keinen Einfluß auf den Eintritt der Alteration besitzen. Wir dürfen uns in letzterer Beziehung auf die früher veröffentlichten, später vielfach bestätigten Erfahrungen an der epithelbedeckten isolirten Retina berufen, nach welchen die photoelectrischen Reactionen an dieser entweder keine andern sind, als an der epithelfreien, oder, wenn verschieden, nicht bezüglich der negativen Schwankung, sondern hinsichtlich der voraufgehenden positiven, die nach langen Belichtungen oder nach einer durch Abkühlen verzögerten oder verhinderten Purpurregeneration wegzufallen pflegt. Man muß aber bedenken, daß Epithel und Sehzellen mechanisch noch schwer von einander trennbar sein können und doch etwas zur normalen Wirkung der beiden Schichten aufeinander Unumgängliches wesentlich verändert oder vernichtet sein kann, weil etwas Fremdes dazwischen gelangte. Um die Probe auf das Exempel zu machen, haben wir die unten angeführten Versuche[1]) an belichteten und namentlich an Eisfröschen angestellt, in der Hoffnung, vom unversehrten Bulbus dieselben Erscheinungen wie von der nackten Retina durch eine ohne mechanische Ein-

[1])

Bulbus Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.
I. Frosch 1½ St. in der Sonne, darauf ¼ St. im Dunkeln gehalten.	+183	+ 3 } L. L. c. + 1 } u. L. f.
	+194	+ 3 } + 1 } „
Zweiter Bulbus.	+212	+ 5 } + 1 } „
II. Frosch 2 St. in der Sonne gehalten, Bulbus direkt untersucht.	+ 49	+ 1 } + 1 } „
Zweiter Bulbus.	+168	+ 3 } + 2 } „
III. Frosch 2 St. im Eise besonnt, ½ St. im Dunkeln in Eis gehalten.	+269	+ 2
	Comp. = 80 mm	? } „
	„ „ 73 „	+ 4 } + 1 } „
	„ „ 70	+ 3 } + 1 } „
Zweiter Bulbus, ½ St. ohne Eis conservirt.	Comp. = 72	+ 4 } L. L. c. + 2 } u. L. f.
	„ „ 72	+14 } + 2 } „
	„ „ +77	+ 5 } + 2 } „
IV. Hellfrosch, ¾ St. im Dunkeln auf Eis gehalten.	„ „ +83	+ 3 } + 3 } „
	„ „ +90	+ 8 } + 4 } „
Zweiter Bulbus ½ St länger ohne Eis conservirt.	„ „ +45	+ 4 } + 5 } „

griffe, auf anderem Wege erzeugte Störung der Regeneration zu erzielen; wie die Tabelle zeigt, jedoch ohne Erfolg. Auch im kalten Raume untersucht, gaben die Präparate die erwartete Entscheidung nicht; die Schwankungen waren zwar stark herabgesetzt, aber sie blieben positiv. Ebensowenig gaben die Bulbi stark mit Atropin vergifteter Frösche, bei denen die den secretorischen Zellen in vieler Hinsicht ähnlichen retinalen Epithelien afficirt sein konnten, andere Resultate.

Die Beziehungen der Alteration zur Regeneration sind also vor der Hand nicht zu beweisen, aber man wird sie aufrecht erhalten können, wenn man in der Purpurregeneration, die uns z. Zt. allein bekannt ist, nur ein Stück des allgemeineren, für alle hypothetischen Sehstoffe anzunehmenden Processes sieht.

Abgesehen von der Frage, was von der Alteration betroffen werde, bleibt zu untersuchen, wodurch dieselbe geschehe, ob z. B. nur durch das Eindringen einer Flüssigkeit oder durch die Beschaffenheit dieser. Vom Glaskörper, in dem die Netzhaut aufquillt, war dergl. wol zu erwarten, wenn man sich *Leber*'s schöner Versuche über den Eintritt des Kammerwassers durch die *Descemets*'sche Membran in die Substanz der Cornea nach Alteration des hinteren Endothels erinnerte, welche die unter Umständen sofort ersichtliche Gefährlichkeit solcher anscheinend unschuldigen Flüssigkeiten erweisen. Indeß wollte es nicht glücken, den Glaskörper durch ein zuträgliches Mittel zu ersetzen: Rinderserum, das wir versuchten, leistete zwar etwas mehr zur Erhaltung der Netzhaut, als NaCl-Lösung, verhinderte aber den Umschlag der Bulbusschwankungen zu den retinalen nicht, wenn die Eröffnung des Auges noch so vorsichtig darin vorgenommen wurde, so daß es den Glaskörper unmittelbar verdrängte.

Es bleibt schließlich zu erwägen, an welchem Objecte die photoelectrischen Vorgänge des Sehorgans in Zukunft zu untersuchen seien. Um die dem Lebenszustande wahrscheinlich ent-

sprechenden Schwankungen festzustellen, wird der unversehrte Bulbus wol das nächste Object sein, da für das Froschauge wenigstens nicht anzunehmen ist, daß die Vorgänge darin ihrem Wesen nach durch andere, als die Retina angehende electromotorische Wirkungen der übrigen Gewebe maskirt werden; dagegen wissen wir jetzt, daß der mit den nöthigen Cautelen abgetrennte, hintere Bulbusabschnitt den unversehrten Bulbus ersetzt und den Vortheil ungleich günstigerer Ableitung der Retinaströme gewährt, der so groß ist, daß das Präparat in vielen Fällen unentbehrlich wird. In noch höherem Grade gilt dies von der isolirten Retina, die unter Umständen allein Aufschluß giebt über die Existenz electrischer Reaction auf Licht und unter Berücksichtigung der Alterationserscheinungen auf diesem Gebiete ebenso maßgebend werden kann, wie es der mit dem Querschnitte versehene Nerv in der Electrophysiologie bis heute gewesen ist. Dazu hat dieses Präparat den Vorzug leichterer Herstellbarkeit. Wenn auch der schnell zu exstirpirende Bulbus unmittelbar, ohne die zeitraubende und vor schwachem Lichte mühsame Säuberung von den Muskeln brauchbar ist, falls man die Electroden nur nicht direkt den Muskelstümpfen aufsetzt, so wird doch Niemand Lust haben, diese Fehlerquelle bestehen zu lassen; viel schneller als diese Arbeit ist aber die kleine, einige Secunden in Anspruch nehmende verrichtet, eine Netzhaut zu isoliren und untadelhaft in den Galvanometerkreis aufzunehmen. Was damit zu erreichen sei, wird das Folgende lehren.

II. Das Auge der Fische.

Die Fische zu diesen Untersuchungen heranzuziehen, gab es zwei gewichtige Gründe: 1) waren sie die einzigen leicht zugänglichen Poikilothermen, mit wesentlich anders gebauter Retina als der des Frosches und der Amphibien, 2) die einzigen Wirbel-

thiere, deren N. opticus lang genug schien, um auch diesen überaus wichtigen Antheil des Sehorgans in den Kreis der Untersuchungsobjecte aufnehmen zu können. Freilich waren die über die Fische vorliegenden Aeußerungen z. Th. so entmuthigend wie möglich; *Holmgren* z. B. gelang es mit den beim Frosche angewendeten Methoden und Hülfsmitteln nicht, „die geringsten Spuren von Stromesschwankungen beim Fischauge“ zu erhalten, „obschon der ruhende Strom hinreichend kräftig“ war, und nur „ein paar Mal“ sah er „einen Ausschlag des Magneten beim Einfallen des Lichtes wie beim Wegfallen desselben“; „die Erscheinung war aber so flüchtig und unregelmäßig“, daß darauf „kein Urtheil zu stützen“ war. Er bezeichnete die von ihm erhaltenen Resultate als negativ, ohne indeß das Vorkommen von Stromesschwankungen leugnen zu wollen oder für unwahrscheinlich zu halten[1]). Später erhielten *Dewar* und *M'Kendrick*[2]) bei Cyprinus auratus, Motella vulgaris und Gasterosteus brachurus unzweideutige positive Schwankung des Bulbusstromes im Momente der Belichtung, in einem Falle auch negative auf Lichtentziehung. Ganz hoffnungslos war das Unternehmen also nicht.

Unter den uns erreichbaren Süßwasserfischen gab es, mit Ausnahme des Aals, nur solche mit starrer, dicker Sclera, der Membrana argentea und der sog. Chorioïdaldrüse im Auge, Gebilden, welche der Ableitung der Retinaströme nur hinderlich sein konnten. Vorwiegend gewöhnt, die isolirte Netzhaut zu verwenden, schien uns dies Hinderniß indeß nicht groß und wenn auch nicht gleich der erste Versuch an einer Fischretina neue Hoffnungen erweckte, so fanden wir doch bald vortreffliches Material an einer ganzen Reihe von Fischen. Am zweckmäßigsten erwies sich der Barsch (Perca fluv.) in 15—20 Ctm. langen Exemplaren, vielleicht noch besser der kostspieligere Hecht (Esox lucius), dann der

[1]) Bd. III, S. 320 u. 321.

[2]) a. a. O. S. 161.

Weißfisch (Leuciscus), weniger gut die Barbe (Cyprinus barbus L.), deren Gewebe z. Th. rasch absterben. Der Aal eignete sich schlecht, weil das Auge zu zart ist, um es leicht unbeschädigt exstirpiren zu können und weil es wegen der Weichheit der Sclera nach dem Anschneiden einsinkt; auch ist die höchst schleimige Consistenz des Glaskörpers lästig. Einmal an der Retina zum Ziele gelangt, versagten uns auch die Bulbi gewöhnlich nicht; aber wir begreifen nach den eigenen Erfahrungen wol, wie die Fische für den vorliegenden Zweck zu schlechtem Rufe gekommen sind. Nur lebhafte, sich ordentlich wehrende Thiere versprechen Versuchen, wenigstens am uneröffneten Bulbus, Erfolg, während die isolirte Netzhaut eigentlich jedes noch lebend verarbeiteten Fisches mehr oder minder große photoelectrische Wirkungen giebt.

Unter Zugrundelegung des Barschauges sind die Erscheinungen bei den Knochenfischen[1]) in folgender Weise allgemein zu beschreiben:

Der Dunkelstrom hat in allen Objecten gleiche Richtung, wie beim Frosche, auch etwa gleiche Größe, starke Anordnung vorausgesetzt, am unverletzten Bulbus den höchsten Werth, etwas geringeren am Augengrunde mit dem Glaskörper, den geringsten an der isolirten Netzhaut, wo er zuerst schnell bis auf etwa $^1/_3$ sinkt und ebenso häufig wie beim Frosche entgegengesetzte Richtung annimmt.

Die Schwankungen der Retinaströme sind:

I. Am Bulbus.

a. beim Kommen des Lichtes positiv, sehr langsam wachsend, gegen das Ende rasch zum Maximum gehend, während des Belichtens anhaltend;

b. bei Entziehung des Lichtes positiv, aber sehr schwach, etwa $^1/_{10}$ der vorigen Schwankung betragend.

[1]) Die Belege finden sich in den Tabellen am Schlusse dieses Capitels und auf Tafel IV.

II. An der hinteren Augenhälfte (vor der Alteration).

a. beim Kommen des Lichtes: von raschem Verlaufe, doppelt, erst negativ, dann positiv, wobei der letztere Zuwachs über die Größe des Dunkelstroms steigt und während der Belichtung anhält;

b. bei Entziehung des Lichtes abermals beträchtlich positiv.

III. An der isolirten Netzhaut.

A. anfänglich wie bei II, nur schwächer;

B. nach der Alteration, welche sich zuweilen an der isolirten Membran erst entwickelt,

a. beim Kommen des Lichtes: negativ, dann sofort pseudopositiv (Decrement, indem der Dunkelstrom nicht wieder erreicht wird), mit der darauf erreichten Höhe während der Belichtung anhaltend;

b. bei Lichtentziehung: schwach positiv oder 0.

Wie die Curven Fig. 10 die Schwankungen nach Größe und Richtung darstellen, so geben sie übereinander ungefähr das Verhältniß des vom Bulbus zur Retina sinkenden Dunkelstromes wieder.

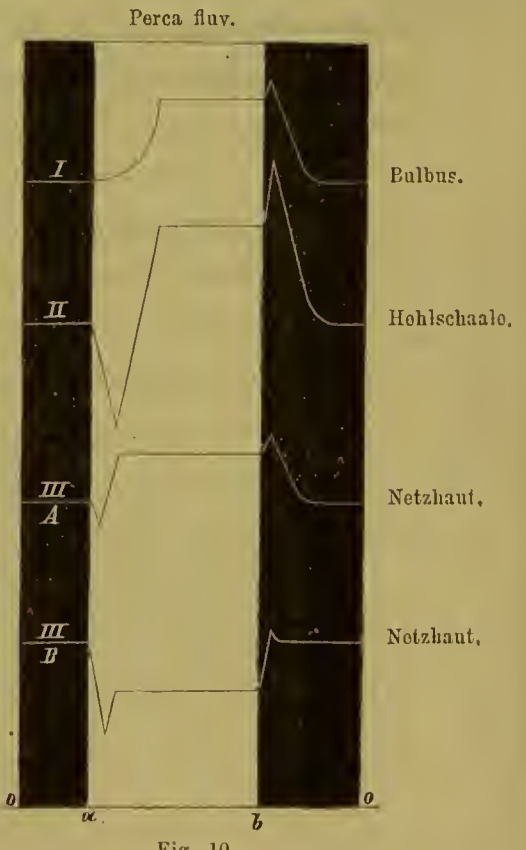


Fig. 10.

Die Fischgewebe stehen zwar z. Th. mit Unrecht im Rufe größter functioneller Vergänglichkeit, aber die Netzhaut der Fische verdient denselben immerhin, jedenfalls mehr, als die der Amphibien, denn wenn es auch Stunden währen kann, bis die nackte Fischretina indolent wird gegen Licht, so

verfällt sie doch im Bulbus oft schon nach $^1/_2$ St. und weniger dem Scheintode, woraus Lüftung sie zunächst freilich noch rettet. Sehr bald zeigt indeß der Gang der photoelectrischen Schwankungen an sämmtlichen Objecten des Auges eingreifendere Veränderungen an. Durch Ermüdung oder Absterben geschieht Folgendes:

1. Am Bulbus.

Stadium A.

a. Beim Kommen des Lichtes wird anfänglich nur die + S. kleiner.

b. Bei Lichtentziehung schwindet die + S. (vergl. Fig. 11 *A*).

Stadium B.

a. Beim Kommen des Lichtes tritt nur negative Schwankung auf.

b. Bei Lichtentziehung kehrt der Strom, der schon während der Belichtung langsam wieder zugenommen, mit etwas größerer Geschwindigkeit zurück, gewöhnlich nicht ganz bis zur ursprünglichen Größe des Dunkelstromes (vergl. Fig. 11 *B*).

2. An der hinteren Augenhälfte.

Die Veränderungen entsprechen den in Fig. 10 III *a* und III *b* von der Retina dargestellten; für spätere Stadien gilt dasselbe wie für die letzten Stadien der isolirten Retina (vergl. Fig. 12 *B*).

Fig. 11.

3. An der isolirten Retina.

a. Beim Kommen des Lichtes wird der + Nachschlag oder das Decrement der negativen Schwankung immer kleiner, die negative Schwankung bis zu einer gewissen Grenze bedeutend größer, und bleibt zuletzt während der Dauer der Belichtung nicht mehr fest.

b. Bei Lichtentziehung verschwindet die positive Schwankung soweit, daß der Dunkelstrom gewöhnlich tief unter der vorigen Größe bleibt. Der Eintritt der Dunkelheit wird am Galvanometer nur noch an rascherer Abnahme der negativen Schwankung erkannt; endlich fällt auch dieses Zeichen der beginnenden Dunkelheit weg (vergl. Fig. 12 *A.* u. *B*).

Fig. 12.

Nach diesen Erfahrungen orientirt man sich ohne Schwierigkeit in dem Wechsel der photoelectrischen Erscheinungen bei den Fischen: obgleich vor viel vergänglichere Objecte als beim Frosche gestellt, wird das Verständniß leichter gewonnen, weil der Wechsel vom Normalzustande zu den übrigen Stadien bis zum Ende an einem und demselben Objecte bald verfolgt ist. Hierzu gesellt sich ein unerwarteter Vortheil, indem die isolirte Netzhaut anfänglich dieselben Schwankungen darbietet, wie die nicht alterirte hintere Bulbushälfte, was wir an der Froschretina niemals sahen. Wo dieses Verhalten zu flüchtig sein sollte, ist statt der Netzhaut ein kleines Stück des Augengrundes verwendbar (das beim Frosche ebenfalls nicht anschlägt) und zwar am besten dasjenige, welches den Eintritt des N. opticus enthält, welches ohnehin verloren ist, da die Retina der meisten Fische nicht leicht ohne Beseitigung dieses Stückes zu isoliren ist. Wir sehen in der Möglichkeit, das Fischauge ohne „Alteration“ besser und bis zur vollkommenen Entblößung der Netzhaut (auch vom Epithel, dessen Gegenwart einflußlos ist) zu reduciren als andere Augen, eine starke Stütze für die früher erörterte Annahme, daß der Glaskörper die Alteration bewirkt, denn derselbe hat bei vielen Fischen namentlich in den hinteren Lagen so galler-

tige Consistenz und ist so fest mit der M. limitans ant. der Netzhaut verbunden, daß er selten zum Epithel und den Sehzellen rinnt. Die zwischen die Electroden zu bringenden Retinastücke sind darum, wenn man nicht absichtlich den Glaskörper mit vieler Mühe entfernt, kleinen Halbkugeln ähnlich, die am sichersten in größerer Ausdehnung mit der Basis, also mit der Stäbchenseite, in kleinerem Umfange an der Kuppe durch eine in die Gallerte getauchte Lungenspitze zum Galvanometer abgeleitet werden. Da wir selbst an diesen, mit den Stäbchen die flachgedrückte Lunge überall berührenden Präparaten die Alteration oft erst allmählich sich entwickeln sahen, muß wohl zugegeben werden, daß mechanische Einflüsse hier geringere Bedeutung haben als chemische, worin wir nachträglich auch den Grund der ohne Verdienst gefundenen, lange befolgten Vorschrift entdeckt zu haben meinen, die zum Ueberziehen des Thonelectroden dienenden Lungen so wenig mit Salzlösung durchfeuchtet wie möglich zu verwenden. Obwohl die an der Stäbchenseite punktförmig abgeleitete Fischnetzhäute im Allgemeinen die haltbareren waren, haben wir jedoch weniger in dieser Weise experimentirt, weil das Glaskörperklümpchen eine zu unsichere Unterlage bildete. Außer der Beschaffenheit des Glaskörpers wird in der Alterationsfrage vielleicht auch das Steckenbleiben der bei den Fischen außerordentlich langen, an der Wurzel leicht abreißenden Epithelbärte zwischen den Sehzellen zu berücksichtigen sein.

Wegen der zahlreichen, dem Fischauge eigenthümlichen Einlagerungen ist die Uebereinstimmung der frisch isolirten Netzhaut mit dem gesammten Augengrunde von besonderem Werthe, weniger bezüglich des Vorkommens der Schwankungen überhaupt, als hinsichtlich der Einzelheiten der Doppelschwankung beim Lichtzutritte, der Erhaltung der Stromzunahme während des Belichtens und der an beiden Objecten, an der nackten Retina freilich selteneren und schwachen positiven Schwankung beim Erlöschen

des Lichtes. Ersieht man daraus die Bedeutungslosigkeit jener gerade dem Augengrunde zugehörigen Einlagerungen für die beiden Reductionspräparate des Auges, so drängen sich dieselben andrerseits wieder auf bei Vergleichung der electrischen Wirkungen jener mit denen des ganzen und geschlossenen Bulbus. Am unversehrten Fischauge wird man kaum umhin können, die für das Froschauge schließlich unnöthig gewordene Annahme zu machen, daß die ungünstigen Ableitungsbedingungen die Erscheinung der retinalen Schwankungen nicht bloß schwächen, sondern deren Wesen z. Th. verdecken oder maskiren und den Fall zu constatiren, wo nicht das anscheinend vollkommenere Object, sondern das reducirte die wirklichen und normalen Vorgänge enthüllt.

Die Differenz liegt hier anders als beim Frosche, statt zwischen dem Verhalten von Augengrund und isolirter Retina, zwischen dem des Augengrundes und des unversehrten Bulbus, also zwischen zwei Objecten, von welchen noch keines die Alteration erlitten hat, und es betrifft die Differenz auch nicht, wie beim Frosche, den während der Dauer des Lichtes anhaltenden Theil der Schwankungen, der vielmehr in den beiden Objecten des Fisches positiv bleibt, sondern den allerersten Theil der die Ankunft des Lichtes begleitenden Schwankung, welcher mit der Eröffnung des Auges den merkwürdigen negativen Vorschlag erhält. Während die Erscheinungen in diesem Momente am Froschauge die gleichen vor und nach der Alteration waren, sind sie beim Fische in zwei gar nicht alterirten, nur unter verschiedenen Ableitungsbedingungen zu untersuchenden Objecten verschieden. Unter diesen Umständen verdient der wieder die Fischaugen auszeichnende, gerade anfänglich schleichend langsame Verlauf der ersten positiven Schwankung, deren Verzögerung ganz den Eindruck macht, wie wenn entgegengesetzte, gleichzeitig thätige Kräfte sie bedingten, die von der überwiegenden Kraft maskirt würden, besondere Beachtung, und wenn wir die Reihenfolge zu erzählen hätten, in der

die Grunderscheinungen bei den Fischen gefunden worden, so könnten wir uns darauf berufen, den negativen Vorschlag auf Grund der zögernden Anfangsschwankung des Bulbus aufgedeckt zu haben. Die letztere ist übrigens schon *Dewar* und *M'Kendrick* beim Goldfisch und bei Motella aufgefallen, und da sie beim Stichling nicht bemerkt wurde, von den Genannten auf das mehr oder minder lebhafte Benehmen der Fische bezogen worden, wofür wir unter den Süßwasserfischen, welche sämmtlich, trotz großer Lebhaftigkeit vor dem Tödten und Benutzung der Augen kaum eine Minute später, den langsamen Verlauf der Schwankung darboten, keine Anhaltspunkte fanden. Die weitere Verfolgung des Phänomens bleibt natürlich besonderen zeitmessenden Untersuchungen vorbehalten.

Um die Deduction des zögernden Anfangs der positiven Schwankung aus der retinalen — + Doppelschwankung mit Thatsachen zu confrontiren[1]), wurden einige Versuche am Aalauge, das der störenden Einlagerungen (Chorioïdaldrüse und M. argentea) und der starken Hüllen entbehrt, angestellt. Die Bulbi eines großen 1500 gr. wiegenden Aals gaben sehr schwache Dunkelströme, welche beim Kommen des Lichtes nur kleine, einfache, positive, während des Belichtens anhaltende, im Momente des Ueberganges zur Dunkelheit ohne neue Ausschläge zur Anfangsgröße zurückkehrende Schwankungen zeigten. Weniger große und unvollkommener präparirte Aalaugen gaben nur negative Schwankung und nur an den, übrigens stark einsinken-

---

[1]) Nachträglich haben wir zu dem gleichen Zwecke versucht, welchen Einfluß die Bedeckung eines die — + Anfangsschwankung gebenden halbirten Fischauges mit der demselben zuvor genommenen vorderen Hälfte habe. Die mit der Linse versehene Hohlschaale des Barschauges hatte z. B. einen Dunkelstrom von +244, beim Belichten Schwankungen von —7, +11 [+11], +8 Scth. nach Wiederbedeckung mit ihrer Cornea und Iris: Dunkelstrom = +211, Schwankungen von —7, +8 [+8], +5 Scth.

Die — + Anfangsschwankung ließ sich also durch das Verfahren nicht künstlich maskiren, vielleicht jedoch nur deßhalb nicht, weil es keinen einigermaßen hinreichenden Wiederverschluß des Auges gestattete. Wir glauben bei diesen neueren Versuchen übrigens zu bemerken, daß der ganz unversehrte Bulbus im Beginn der zögernden + Anfangsschwankung einen schwachen negativen Vorschlag von 1—2 Scth. erkennen läßt.

den hinteren Augenhälften wurde die gewöhnliche — + Doppelschwankung mit bleibendem Zuwachse im anhaltenden Lichte, nebst schwachen positiven Ausschlägen, als das Licht erlosch, beobachtet; die letztere Erscheinung bei allmählich zunehmendem Dunkelstrome. Die Retina isolirt, gab nur negative Schwankung (bei stark sinkendem Dunkelstrome), von guter Haltbarkeit im Lichte, aber ohne erneuertes Steigen im Beginn der Dunkelheit; in einem anderen Experimente am Ende mit schneller Rückkehr des Dunkelstromes nahezu bis zur Anfangsgröße. Die Versuche wurden nicht fortgesetzt, weil die Zurichtung der Aalaugen zu lästig war und unsaubere vom Glaskörper überflossene Objecte lieferte.

Charakteristisch für das Fischauge in den häufig, jedenfalls in ganzen Versuchsreihen früh zur Beobachtung kommenden Stadien der Abschwächung ist der Wegfall der mit dem Ende der Beleuchtung verbundenen positiven Schwankung, recht im Gegensatze zur Froschretina, wo diese sich noch lange erhielt, wenn der + Vorschlag der ersten Doppelschwankung längst erloschen war. Am unversehrten Bulbus, wo die Schlußschwankung überhaupt schwach zum Vorschein kommt, schwindet sie zuerst, bedeutend später an der schonend präparirten Hohlschaale des Augengrundes, früher an frisch isolirten Netzhäuten. Die Reihenfolge ließe sich daraus erklären, daß die über eine gewisse, im geschlossenen Bulbus wegen des mangelnden Luftzutrittes bald erreichte untere Grenze hinab gesunkene Schwankung unter den bestehenden Nebenschließungen nicht mehr auf das Galvanometer zu wirken vermag, während diese Umstände im eröffneten und halbirten Auge beide zunächst nicht in Betracht kommen. Daß die freilich ebenfalls der Luft ausgesetzte, isolirte Netzhaut, welche zudem die günstigste Ableitung gestattet, die Schlußschwankung eher einbüßt, als der bis zum Schnittrande intakte Augengrund, dürfte an der Alteration liegen, welcher sie in allen Beziehungen am frühesten verfällt.

Wir haben auf die Feststellung der positiven Schlußschwankung, deren Bedeutung sich noch zeigen wird, besondere Sorgfalt verwenden müssen, schon weil sie das vergänglichste Phä-

nomen war und weil es einige Ursachen zur Täuschung darüber gab. Ohne Zweifel ist die Schwankung im Allgemeinen am deutlichsten, wenn der Dunkelstrom im Steigen begriffen ist und verwischt sich unter den entgegengesetzten Bedingungen. Die Tabellen und die Curven zeigen aber, daß sie zuweilen auch sehr bemerklich wird, wenn der Dunkelstrom sinkt.

Der Veränderlichkeit der Fischgewebe ist es zuzuschreiben, daß die überwiegende Zahl der Versuchsprotokolle von der isolirten Retina wesentlich negative Schwankungen aufweist, die auch an nicht mehr frischen unversehrten Augen, wenn überhaupt noch etwas damit anzufangen ist, beim Kommen des Lichtes auftreten. Ein Theil der negativen Schwankungen beruht aber auf Umkehr des Dunkelstromes, welche sich an allen Objecten ereignen kann und an der Retina so häufig ist, wie beim Frosche. Das „Gesetz der constanten Spannungsänderung“ haben wir an diesen Objecten so gut wie ausnahmslos bestätigt gefunden für jedes Stadium und jede Art der Schwankungen und in derselben Weise praktisch vortheilhaft zur Beurtheilung der Einschaltung der Objecte in zweifelhaften Fällen. Nur die allerersten Protokolle ergaben unter einigen hundert Beobachtungen sehr vereinzelte Abweichungen, die wir aus der besonderen, allmählich überwundenen Schwierigkeit, die Fischretina ohne Umkrämpung auszubreiten, erklären möchten.

Den ersten controlirenden Beobachtungen wird es vermuthlich ergehen wie den unsrigen: man wird zunächst negative Schwankungen bei Ankunft des Lichtes finden mit folgender pseudopositiver am Schlusse der Beleuchtung, und zugleich überrascht werden von der Größe der Ausschläge. Da solche von 100—160 Scth. und mehr nicht selten sind, mochten wir uns nicht versagen, statt des Galvanometers das physiologische Rheoskop einzuschalten, sowohl Nerven, wie curarisirte Sartorien des Frosches. Dasselbe versagte in allen Fällen, gleichviel ob strom-

los oder in welcher Weise mit den eigenen Strömen zu denen der Netzhaut oder deren Schwankungen orientirt.

Summation der Wirkung durch Tetanisiren mit intermittirendem Licht, worauf wir besonders in dem Stadium, wo nur eine (negative) Art der Schwankung mehr existirte, gerechnet hatten, war zweifelhaft. Auch wollte es nicht glücken, die Schwankungen durch einschleichende Belichtung, soweit diese durch Drehen an einem Gashahn herzustellen war, auszuschließen.

Belege.

Perca fluv.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
I. Unversehrter Bulbus.	+148 comp.	langsam +12	kommt,
		[+12]	dauert 45 Sec.
		plötzlich + 1	geht.
		„ —13	dunkel.
	+148 comp.	langsam +10	kommt,
		[+10]	dauert 1 Min.
		plötzlich + 1	geht.
		„ —11	dunkel.
	+149 comp.	langsam + 7	kommt,
		[+ 7]	dauert 45 Sec.
		plötzlich + 1	geht.
		„ — 6	dunkel.
		sinkt langsam = —15	„
II. Neuer Fisch. Hohlschaale mit Linse.	+182		
	+160 comp.	plötzlich — 5	kommt,
		„ +10	
		[+10]	dauert 30 Sec.
		„ +10	geht.
		„ —15	dunkel.
		langsam —16	dunkel 1 Min.
	+144 comp.	plötzlich — 9	kommt,
		„ +11	
		[+11]	dauert 20 Sec.
		„ + 9	geht.
		„ —10	dunkel.
		langsam weiter sinkend	„

Perca fluv.	Dunkel-strom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
III. Neuer Fisch. Hohlschaale mit Linse.	+394		
	+388	plötzlich −12	kommt,
	comp.	„ + 6	
		+ 6	dauert 25 Sec.
		„ + 5	geht.
		„ − 5	dunkel.
		sinkt.	dunkel einige Min.
	+258	plötzlich −11	kommt,
	comp.	„ + 3	
		+ 3	dauert 20 Sec.
		„ + 7	geht.
		„ − 5	dunkel.
		sinkt langsam	„
Zweiter Bulbus. Hohlschaale 10 Min. später untersucht.	+286		
	+270	plötzlich −13	kommt,
	comp.	−13	dauert 20 Sec.
		„ + 9	geht.
		„ − 6	dunkel.
		sinkt langsam	„
IV. Neuer Fisch. Hohlschaale ohne Linse; Retina darin etwas gelockert.	+157	plötzlich − 7	kommt,
	comp.	„ + 2	
		+ 2	dauert 20 Sec.
		„ + 8	geht.
		„ − 6	dunkel.
	+153		
	comp.	„ −12	kommt,
		−12	dauert 30 Sec.
		„ + 7	geht.
		„ − 2	dunkel.
	+142		„
Zweiter Bulbus. Hohlschaale ohne Linse.	+286	„ −13	kommt,
	+270	−13	dauert 20 Sec.
	comp.	„ + 9	geht.
		„ − 6	dunkel.
		sinkt.	„
V. Neuer Fisch. Isolirte Retina. Strom verkehrt.	− 6	plötzlich + 2	kommt,
		− 4	
		− 4	dauert.
		„ − 6	geht.
		„ + 5	dunkel.
	− 3		dunkel 2 Min.

Perca fluv.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
	— 3	„ + 4	kommt,
		„ —10	
		—10	dauert 20 Sec.
		„ — 5	geht.
		„ +11	dunkel.
	— 3		„
Zweites Auge.	— 84		
Isolirte Retina.	— 98	„ +50	kommt,
Strom verkehrt.	comp.	+50	dauert 20 Sec.
		„ —44	geht.
		„ + 3	dunkel.
	—111	„ +44	kommt,
		+44	dauert 20 Sec.
		„ —47	geht.
		„ + 2	dunkel.

Diese Tabelle stellt die günstigsten Fälle zusammen, in denen entweder keine oder geringe Alteration der Präparate eingetreten war. Die folgende Tabelle berichtet über Präparate der allerverschiedensten Zustände.

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Seth.	Bemerkungen.
1. Perca fluv. Isolirte Retina; Faserseite oben.	+120	—65 L.u.L.c.	Licht
	comp.	+70 L. f.	roth.
	+130	— 75	L. weiß.
		+ 75	
	+135	— 65	L. roth.
		+ 50	
	+140	— 60	L. weiß.
		+ 60	
	über-	— 40	L. roth.
	comp.	+ 33	
Retina gewendet.	— 90	+ 8	weiß.
		— 6	
Zweite Retina; Stäbchen oben.	+430	— 30	roth.
	comp.	+ 4	
	+440	— 34	weiß.
		+ 6	
	+474	— 26	weiß.
		+ 14	
2. Isolirte Retina; Stäbchen oben.	+ 10	— 11	roth.
		+ 10	
	+ 6	— 10	weiß.
		+ 14	
	+ 28	— 3	weiß.
		+ 10	
Retina gewendet.	+ 10	— 26	roth.
	comp.	+ 28	
	+ 12	— 31	weiß.
		+ 31	
	+ 13	— 27	weiß.
		+ 30	
3. Kleines Stück Retina; Faserseite.	+ 10	— 37	roth.
		+ 35	
	+ 9	— 44	weiß.
		+ 38	

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
Retina gewendet.	— 51	+ 40 — 39	roth.
	— 51	+ 48 — 49	weiß.
	— 47	+ 48 — 50	weiß.
Zweite Retina; Stäbchen oben.	—225	+ 10 — 25	roth.
	—185	+ 20 — 30	weiß.
Gewendet.	+ 59	— 7 + 12	roth.
	+ 65	— 14 + 12	weiß.
Andres Stück, frei von Glaskörper.	— 17	+ 20 — 7	roth.
	— 37	+ 16 — 7	weiß.
	— 69	+ 7 ?	roth.
	— 77	+ 5 — 4	weiß.
4. Esox luc. Retina mit viel Fuscin; Faserseite oben.	+249 comp.	—149 +110	roth.
	?	—101 + 68	weiß.
Zweite Retina; Stäbchen oben.	+ 29	— 88 + 74	roth.
	+ 13	— 88 + 79	weiß.
	+ 9	— 30 + 29	roth.
Retina gewendet.	+203	— 39 + 25	roth.
	+190	— 36 + 20	weiß.
5. Isolirte Retina; Faserseite oben.	+105	— 17 + 14	roth.
	+108	— 12 + 1	weiß.
Aus dem zweiten Auge. 20 Min. nach dem Tode.	+120	— 7 + 5	roth.
	+118	— 5 + 5	weiß.

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
6. Retina mit viel Fuscin.	—138	+ 84 — 68	weiß.
	—147	+ 78 — 54	Einschleichen in Roth.
	—177	+ 55 — 10	Einschleichen in Weiß.
7. Cyprinus barbus. Isolirte Retina; Faserseite.	+ 48	— 24 + 8	roth.
	+ 30	— 15 + 11	weiß.
Retina gewendet.	— 43 + ?	+ 11 — 7	roth.
	comp.	— 11 + 10	Strom dreht plötzlich.
8. Barsch. Isolirte Retina.	+141	—130 + 95	constantes Licht.
	+161	—114 + 54	rasch intermittirend.
	+131	— 55 + 30	langsam intermittirend.
	+121	— 29 + 14	"
	+121	— 30 + 20	constant.
9. Unversehrter Bulbus.	+ 20	— 3 0	L. L. f.
	+ 21	— 5 0	L. L. f.
	bis 500 comp.	— 3 — 3	L. 1 Electrode besser an den L. Stumpf des N. opt.
10. Unversehrter Bulbus.	+236	+ 15 0	L. u. L. c. L. f.
	+242	+ 11 0	Electrode am Querschnitt des N. opt.
	+224	+ 17 0	
Halbes Auge.	+145	+ 14 0	Ableitung vorn und hinten an der Sclera.
	+148	+ 8 0	
	—307 comp.	— 8 0	Eine Electrode im Glaskörper.

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	−312	− 10	Eine Electrode
		0	im Glaskörper.
Zweiter unversehrter Bulbus.	+252	+ 7	L.
		0	
	+332	0	L.
		0	
Hohlschaale davon.	+350	+ 63	L.
	comp.	0	L. f.
11. Unversehrter Bulbus.	+217	+ 2	L.
		0	L. f.
	?	+ 6	L.
		0	L. f.
	?	+ 4	L.
		0	L. f.
	?	+ 3	L.
		0	L. f.
12. Unversehrter Bulbus.	+267	− 6	L.
	comp.	0	L. f.
	+270	− 3	L.
		0	L. f.
	+274	− 2	L.
	+286	+ 5	„
	+293	+ 5	„
13. Hohlschaale mit Linse.	+237	− 3	L.
	comp.	+ 5	L. f.
	+237	− 6	
	comp.	+ 6	„
Quadrant;	+179	− 24	
	comp.	+ 15	„
	+ 89	− 29	
		+ 19	„
	+ 75	− 27	
		+ 18	„
isolirte Retina daraus.	+ 20	− 33	
		+ 29	„
	+ 25	− 37	
		+ 37	„

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
14. Leuciscus vulg. a Erster Bulbus.	+192	+ 6	L.
		0	L. f.
	+175	+ 5	
		0	„
b Zweiter Bulbus;	+180	+ 6	
		0	„
	+156	+ 5	
		0	„
Hohlschaale davon.	+ 81	− 11	
		+ 5	„
	+ 62	− 12	
		+ 10	„
Retina aus a.	+ 35	− 4	
		+ 3	„
	+ 27	− 5	
		+ 3	„
	+ 38	− 7	
		+ 6	„
15. Leuciscus. Sogleich isolirte Retina; Stäbchen oben.	+ 10		
	− 16	+ 13	L.
		− 6	L. f.
	− 23	+ 8	
		− 10	„
	− 19	+ 11	
		− 10	„
	− 10	+ 12	
		− ?	„
	− 2	+ 15	
		−16?	„
	+ 5	− 14	
		+ 12	„
Zweite Retina; Faserseite oben.	+ 70		
	+ 46	− 11	
		+ 5	„
	+ 31	− 5	
		+ 1	„
	+ 10	− 6	
		+ 1	„
	− 7	+ 4	
		− 2	„

III. Stromesschwankungen am Sehnerven.

Da die Gewebe der Retina zu einem beträchtlichen Theile aus Nervenfasern bestehen und eine der Schichten nur Ausstrahlungen des Nervus opticus darstellt, so mußte der Versuch gemacht werden, das electromotorische Verhalten dieses Antheiles des peripheren Sehorgans während der Lichtreizung kennen zu lernen. Der Stamm des N. opticus zwischen dem Bulbus und dem Chiasma war dazu das geignete Object; wenn es daran gelang, electrische Effecte der Lichtreizung wahrzunehmen, so konnten dieselben Vorgänge auch in der Faserschicht der Netzhaut, von der vorderen Ganglienlage her gerechnet, vorausgesetzt werden. Der Sehnerv besteht zwar aus markhaltigen Fasern, während die Faserschicht in den Netzhäuten der hier geeigneten Thiere nur feinste marklose Fibrillen enthält, aber dies beeinträchtigt die Sicherheit des gezogenen Schlusses in keiner Weise, da erwiesen ist, daß der ebenfalls fibrilläre, marklose Riechnerv eines Fisches (des Hechtes) denselben Längsquerschnittstrom oder sog. Ruhestrom und dieselbe negative Schwankung dieses auf Reizung zeigt[1]), wie jeder andere periphere und markführende Nerv.

Von den letzteren weicht der N. opticus bekanntlich in seinem Baue etwas ab, und da es auch andere oft erörterte Gründe gab, ihn eher den nervösen Centralorganen, als den peripheren Nerven zuzurechnen, so hatte *du Bois-Reymond*[2]) die in physiologischer Hinsicht kaum zu bezweifelnde Zugehörigkeit zu den einfach leitenden Nerven durch Feststellung des electromotorischen Verhaltens zu sichern gesucht. Seine Beobachtungen betreffen, was uns sehr willkommen war, den N. opticus eines Fisches (des Schleyes) und enthalten den Nachweis des gesetzmäßig auftretenden Längsquerschnittstromes im ruhenden Zu-

[1]) *W. Kühne* u. *J. Steiner*. Bd. III. dsr. Unters. S. 149.

[2]) Untersuch. über thierische Electricität. II. S. 256.

stande des Nerven. Da wir in *du Bois-Reymond*'s Werken und in der Literatur überhaupt keine Angabe über das Verhalten des erregten N. opticus zu finden vermochten, fiel uns darüber ein Vorversuch zu, der immerhin erledigt werden mußte, so wenig Jemand daran gezweifelt haben wird, daß der Sehnerv bei genügend erhaltener Erregbarkeit negative Schwankung seines Stromes zeigen müsse, wie jeder andere Nerv, wenn man ihn mit den gebräuchlichen Mitteln reizt. Wie sich zeigen wird, berührte das einfache Experiment jedoch einige Probleme von hervorragendem Interesse.

Bezüglich des Ruhestromes mag erst die folgende Beobachtung orientiren.

N. Opticus

eines 20 Ctm. langen Barsches, abgeleitet am peripheren Querschnitte und an einer 4 Ctm. entfernten Stelle des Längsschnittes. Strom in Cmpstgr. Kupferdraht von 0,8 mm. 1 Daniell im Kreise.

11 h.	45 Min.	+ 123 mm.
11 „	54 „	+ 108 „
12 „	1 „	+ 93 „
12 „	6 „	+ 87 „
12 „	11 „	+ 81 „
12 „	20 „	+ 74 „
12 „	27 „ .	+ 70 „ .

Neuer Querschnitt hart hinter dem vorigen angelegt; Anlage möglichst wie vorher.

12 h.	30 Min.	+ 128 mm.
12 „	34 „	+ 124 „
12 „	43 „	+ 104 „
12 „	50 „ .	+ 93 „ .

Das anfängliche Sinken des Stromes und das Steigen desselben nach dem Anfrischen des Querschnittes kann Bedeutung gewinnen, wenn es richtig ist, daß die Fasern des N. opticus keine Schnürringe besitzen.

Von Reizversuchen genügt es, einen anzuführen, da eine besondere für die vorliegenden Zwecke wichtigere Art derselben noch mitgetheilt wird.

N. Opticus

einer großen Barbe, erregt am centralen Ende, abgeleitet wie der vorige. Reizung von großem Schlitteninductorium mit Helmholtz'scher Vorrichtung; 2 Dan. im primären Kreise.

Schwankung in Scth.	Sec. Rolle zur primären.	Nervenstrom Scth.	Cmpstgr.
— 19	vorstehend,	763—0	+ 125
— 37	1/4 übergeschoben,	u. s. w.	
—41	1/2 übergeschoben.		

Wenn der N. opticus zuverlässig keine andern, als sensible Nerven (nicht etwa Gefäßnerven) enthält, so ist dieses Experiment die bequemste Form des von *du Bois-Reymond* einst an den sensiblen Wurzeln des Froschrückenmarkes zum Beweise des doppelsinnigen Leitungsvermögens sensibler Nervenfasern angestellten, und der Sehnerv hätte Aussicht zu dem damals so schmerzlich vermissten [1]) Objecte für nicht electrische Erregungsmittel auf dem Gebiete zu werden. Wir halten die negative Schwankung bei dieser und der umgekehrten (normalen) Orientirung des N. opticus des Barsches, des Hechtes und anderer Fische für so leicht und evident demonstrirbar und finden den Sehnerven des ersteren so lange erregbar, daß wir denselben zu vielen der wichtigen Arbeiten, die eines rein sensiblen Nerven bedürfen, empfehlen können. Etwaige andere im Sehnerven enthaltene Fasern würden bei evidenteren Ausschlägen kaum in Betracht kommen.

Ueber die Herrichtung des Sehnerven ist kaum etwas zu sagen: man eröffnet die Schädelhöhle und die Orbita am abgeschnittenen Kopfe, legt den nur vom Chiasma, dem Bulbus und

---

[1]) *E. du Bois-Reymond*, l. c. II. S. 590.

einer ihn begleitenden Sehne zu trennenden Nerven frei und faßt ihn am besten am centralen Ende an einem als Handhabe dienenden Stücke des Chiasma. Leider genügte das angenehm herzurichtende Object aus noch zu erörternden Gründen nicht allen Anforderungen, so daß auch der Sehnerv des Frosches heranzuziehen blieb. Derselbe ist allerdings sehr kurz, bei den großen, wahren Riesenexemplaren von R. esculenta, die wir aus Ungarn erhielten, vom Bulbus bis zum Chiasma gemessen höchstens $4-4^1/_2$ mm. lang, aber verwendbar, wenn man die freilich oft vergebliche Arbeit nicht scheut [1]). Im Tageslichte wird damit wohl Jeder leicht zum Ziele kommen, aber in monochromatischem, gelbem oder rothem Lichte schien sie unausführbar. Wir wählten deshalb je nach Bedürfniß zu regulirendes Gaslicht während möglichster Bedeckung der Cornea mit einem Tuche oder mit dem Finger. Zuerst wird an dem enthäuteten Kopfe die Schädelhöhle eröffnet, das Hirn von den Riechnerven getrennt, um das Chiasma, wie um eine Queraxe nach rückwärts geklappt und nach einem hart hinter dem Chiasma geführten Schnitte ganz entfernt. Hierauf ist es gerathen, den einen N. opticus zu opfern, indem man ihn unmittelbar vor seinem Austritte zur Orbita abschneidet und als Handhabe für den andern benutzt. Was zu thun übrig bleibt, ist der schwierigere, ohne Umständlichkeit nicht zu schildernde Theil der Operation. Der Nerv muß bis zum Eintritte in den Bulbus von dem überlaufenden Aste des N. trigeminus und dem ihn fest umschließenden Muskeltrichter befreit werden, theils um die nöthige Länge zu gewinnen, theils um ihn entgegen der unangenehmen Tendenz, sich zu krümmen und an das Auge zu schmiegen, zu den Electroden aufrichten zu können; erst im letzten Augenblicke, wenn der Nerv zwischen die Electroden einge-

1) Soeben finden wir den N. opticus mäßig großer Kröten (Bufo vulg.) $5-5^1/_2$ mm. lang; vielleicht ein geeignetes Object, falls die größere Zartheit des Nerven nicht hinderlich wird.

schaltet werden soll, wird vor dem Chiasma ein scharfer, sogleich mit dem Thonstiefel aufzufangender Querschnitt angelegt. Von den Thonen wird der für den Querschnitt bestimmte nicht mit einer Lunge überzogen, um besser an dem Nerven zu haften. Selbstverständlich liegt die Electrode des Längsschnittes sehr nahe der andern und darf mit dem Bulbus in keiner anderen leitenden Verbindung stehen, als durch den Nerven. Ein Fehler gegen die letzte Vorschrift bei Belichtungsversuchen macht sich übrigens zum Glück am Galvanometer, das dann „Bulbusschwankungen", an Stelle der davon sehr verschiedenen des Opticusstammes anzeigt, sofort bemerklich.

Die negative Schwankung des Längs-Querschnittstromes am Froschopticus durch electrisches Tetanisiren zu erhalten, gab es der Kürze des Nerven wegen nur das eine Mittel, die periphere Ausbreitung im Auge zu erregen, ein Experiment, das in der Folge auch bei den Fischen angestellt wurde. Zu dem Ende wurden 2 Platin- oder Kupferdrähte auf einer Glasplatte der Art befestigt, daß die freien Enden zwei unvollkommen geschlossene, übereinander stehende Ringe bildeten, deren Ebenen horizontal über der Unterlage lagen. Die den Maaßen der Bulbi angepaßten Durchmesser der Ringe gestatteten den oberen, etwas engeren Ring als Stütze des halbirten, wie ein Hut darüber gestülpten Auges zu verwenden, indem dessen Innenfläche den Draht mit einer ungefähr auf halbem Wege zwischen Papille und Aequator liegenden Zone berührte, während der untere nur wenig über den vordern Schnittrand in den Hut hineinragte (Fig. 13). Für das Froschauge durfte sich das kleine Drathgestell, auf dem die umgestülpte Hohlschale sicher ruhte, weiter über die Glasplatte erheben, als das größere, den Fischaugen ange-

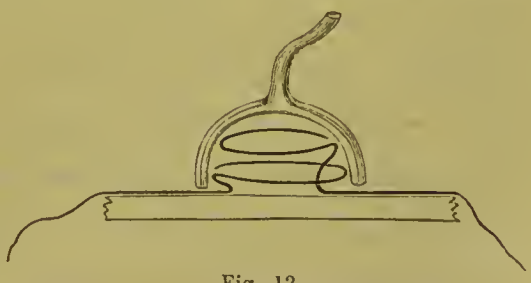


Fig. 13.

paßte, unter welchem die Platte selbst mit zur Stütze des Randes der den schlüpfrigen Glaskörper z. Th. noch enthaltenden Augenhälfte diente. Die Drähte waren selbstverständlich bis zum Uebergange in die Ringe mit isolirendem Firniß überzogen. Die Reizversuche mit dem Apparate wurden im Dunkeln angestellt.

Vers.	L-Q-Strom des N. opticus.	Schwankung des Nervonstroms. Scth.	Roizung. Stand der sec. Spirale.	Bemerkungen. 15 Min. nach dem Tode.
I. Barsch.	Comp. +130 mm	0	5 Ctm. vor der primären.	
	+130	−10	gerade vorstehend = I	
	+130	−17	1/4 übergeschoben = II	
	+130	−19	1/2 „ = III	
	+130	−19	ganz „ = IV	jetzt isolirte Retina giebt −5, −10 u. −9 Scth. Schwankung auf Licht.
II. Barsch.	Comp. +110	0	II	viel Glaskörper im Auge gebliebeu.
	+ „	− 4	III	
	„	+ 4	IV	Stromschleifen wahrscheinlich. Retinastrom auf Licht: −27 und +29 Scth.
III. Barsch.	+267 Scth.	0	I	
		−36	II	
		−34	II	
		−28	III	
		−21	III	während der Reizung zutretendes Licht ändort nichts.
		−19	III	deßgl.
		−15	III	

Am Schlusse der letzten 4 Reizungen erhielt die — S. nach dem Absperren der Reizung (während der Schlittenunterbrecher fortarbeitete) einen rasch wieder verschwindenden gleichsinnigen Zuschlag von 5—7 Scth.

IV. Frosch.	+280 Scth.	0	I	
		— 9	II	
		−14	III	
		— 7	III	
		−17	IV	
		— 6	II	zutretendes Licht ändert nichts.
		−10	II	

Nach der electrischen Reizung geben Augengrund und isolirte Retina auf Licht Maximalschwankungen = +23, −30 und +27 Scth.

Die Reaction am N. opticus nach electrischer Reizung seiner Ausbreitung in der Netzhaut besteht also, grade wie bei Reizung des Stammes selbst, in der gewöhnlichen, bekannten, negativen

Schwankung, deren geringere Grade schon bei schwachen, an der Zunge unfühlbaren Inductionsschlägen beginnen. Nur an einem Auge ging der Nervenstrom nicht unmittelbar nach dem Abbrechen des Tetanisirens wieder zur Größe des Ruhestromes zurück, sondern auffallender Weise erst nach einer erneuten kleinen negativen Schlußschwankung. Wir haben den Fall aufgeführt, obgleich ein ähnlicher nicht wieder vorkam. Vielleicht hat die Erscheinung, als von retinaler Erregung bedingt, Bedeutung. Die Reizung wurde auch in der Weise probirt, daß eine Ringelectrode ins Innere, die andere auf derselben Höhe am äußeren Umfange des Bulbus angelegt wurde, aber dieses Verfahren leistete weniger, indem leichter Stromschleifen am Opticusstamme auftraten, wie beim Gebrauche zu starker Inductionsschläge überhaupt, an vorwiegend positiven Schwankungen bemerklich.

Selbst an den wenig haltbaren Fischaugen war der galvanometrische Reizversuch eine gute Stunde nach Herrichtung des Präparates erfolgreich auszuführen.

Von diesen als Vorversuchen zu betrachtenden, electrischen Reizversuchen gingen wir, obschon mit geringen Hoffnungen, zu solchen mit dem Lichte über, wo die Erregung nicht die direkte Fortsetzung des N. opticus im Auge, sondern ausschließlich deren lichtempfindliche Endigung betraf, ein Wagniß, von welchem *Holmgren* vorausgesetzt hatte, daß es ebenso oft begonnen, wie erfolglos aufgegeben sei. Uns selber war es, als wir vor Jahren das naheliegende Fischpräparat dazu verwendeten, kaum besser gegangen; mit den jetzigen vollkommeneren Einrichtungen und nachdem die Fischretina zu Ansehen gekommen, sollte es jedoch nochmals versucht werden, und wenn es fehlschlug, wenigstens probirt werden, ob intermittirendes Licht auch versage. War es doch einiger Anstrengungen werth nachzusehen, ob ein sensibler Nerv auf Erregung seiner natürlichen Endigungen, obendrein durch den sog. adäquaten Reiz, statt Empfindung zu veranlassen,

den Magneten des Multiplicators bewegen werde, der Art etwa wie der motorische Nerv in *du Bois-Reymond*'s bekannten Strychninversuchen die Nadel statt des Muskels zum Zucken brachte. Man täuscht sich, wenn man glaubt, das Experiment sei bereits angestellt und in *du Bois-Reymond*'s Beobachtung der negativen Schwankung am Hüftnerven enthalten, als der behäutete Unterschenkel des Frosches mit siedender Salzlösung von den Zehen zum Knie fortschreitend verbrüht oder von concentrirter Schwefelsäure verätzt und erhitzt wurde[1]), denn der Autor bezeichnete das Verfahren selber nur als „Tetanisiren des Ischiadicus von seinen Hautverzweigungen aus" und sagt ausdrücklich, der Schenkel werde dabei „Schritt für Schritt und durch und durch" verbrüht, was außer den „Hautverzweigungen" auch die Stämme und motorischen Fasern ergreifen mußte. Wir haben den Versuch mit der *du Bois*'schen Trichterröhre (l. c. Taf. V, Fig. 132) wiederholt und in der That bemerkt, daß die Schwankung bestehen bleibt, wenn man die Haut bis zu einer um den Fuß gelegten Ligatur abzieht und nach dem Durchreißen der Hautnerven wieder zum Knie emporzieht, oder die ganze Haut entfernt. Man könnte sich also nur auf die mit der Schwefelsäure gewonnenen, nach *du Bois* nicht ganz so deutlichen Ergebnisse berufen, wo der Nachweis, daß nur „Hautverzweigungen" im Spiele sind, vielleicht möglich ist, wesentliche Betheiligung der sensiblen Endvorrichtungen aber gerade ausschließen würde.

Mit den neueren, besonders auf vollkommenen Lichtabschluß bedachten Einrichtungen schien am Fischauge anfänglich nicht mehr erreichbar, als früher. Erst als die Barbe, mit welcher wegen ihres langen N. opticus der Anfang gemacht, aufgegeben worden, nachdem sich die geringe Haltbarkeit der zugehörigen

[1]) l. c. II, S. 520—523.

Netzhaut herausgestellt hatte, und der Hecht an die Stelle trat, war der Effect am Galvanometer sogleich ganz unzweideutig und so später beim Barsch, am vollkommensten jedoch beim Frosche.

Der Bulbus wurde stets mit der Cornea nach abwärts auf das Ebonitdiaphragma über dem Spiegel des Mikroskopfußes gelegt und die Beleuchtung durch die 75 Ctm. entfernte Gasflamme, falls intermittirendes Licht in Verwendung kam, durch ein 2 Meter entferntes Sciopticon bewirkt, während der Opticus mit den schon erwähnten Vorsichtsmaßregeln in den Kreis des Galvanometers aufgenommen wurde. Wir verfuhren also wesentlich anders als *Holmgren*, der den Opticusstamm und -Querschnitt zwar auch in den Kreis brachte, aber stets den Bulbus mit darin aufnahm, in welchem Falle man Bulbus- oder Retinawirkungen bekommt, die wir gerade auszuschließen hatten. In welchem Maaße dies gelungen, zeigen die folgenden Ergebnisse: die Schwankungen des Opticusstromes haben keine Aehnlichkeit mit denen des Bulbus- oder des Netzhautstromes, sondern sind schlechthin negative, wie alle bis jetzt von Nervenfasern in den leitenden Stämmen erhaltenen, aber der Sehnervenstamm ist, nach der Schwankung bemessen, in dauernder Erregung, so lange Licht ins Auge fällt, und geräth in verstärkte Erregung im Momente des Erlöschens des Lichtes.

Vers.	Opticusstrom.	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
Barsch. I.	500—0 u. s. w. comp.	— 2	intermittirend.	
		— 1	plötzlich abgebrochen.	
	„	— 2	constant.	
		— 0		
		— 3	intermittirend.	
		— 1		
		—1/2	constant.	
		—1/2		
		— 2	intermittirend.	
		— 2		

Vers.	Opticusstrom.	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
II.	560—0 u. s. w. comp.	— 2	constant.	
		— 1		
		— 2	intermittirend.	
		0		
		— 3	"	
		0		
		— 1	constant.	
		—1/2		
		— 3	intermittirend.	
		0		
		— 4	constant.	
		— 2		
		— 4	intermittirend.	
		0		
		— 3	roth, constant.	
		0		
		— 3	intermittirend.	
		0	roth.	
III.	Comp. 275 mm	— 1	constant.	
		— 1		
		— 1	"	
		—1/2		
		0	intermittirend.	
Frosch. IV.	+347 Scth. comp.	0	weiß.	
		0	roth.	
		0	grün.	
	+367 Scth. comp.	— 5	weiß.	Neuer Querschnitt am Opticus angelegt.
		— 2		
		— 2	"	
		— 1		
		— 2	"	
		— 0		
		0	nur auf Sclera fallend.	
		— 2	in Cornea fallend.	
		— 2		
		— 3	"	
		— 1		
		— 1½	"	
		— 1½		
		+ 4	"	Längsschnittelectrode den Bulbus berührend.
		+ 3		
V.	+220 Scth. comp.	— 1	nur auf Sclera.	
		— 1		
		— 1	auf die Cornea.	
		— 3		

Vers.	Opticusstrom.	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
		— 1 — 2	auf die Cornea.	
		— 0 — 2	grün, sehr dunkel.	
		— 0 — 2	„	
		— 0 — 2	auf die Sclera.	Nervenquerschnitt erneut.
		— 2 — 3	auf die Cornea.	
		— 1 — 2	grün.	
		—$^1/_2$ — 3	„	
		— 0 — 2	grün, Cornea und Sclera.	
VI.	? comp.	0	Gasflamme.	
		— 3 — 4	„	Neuer Querschnitt.
		— 5 — 4	„	
		— 5 — 2	„	

Die Tabelle weist theils sehr schwache, theils erhebliche negative Schwankungen des in der Dunkelheit mit beträchtlicher Größe constant bleibenden Opticusstromes auf. Sind die Schwankungen schwach, so gewähren die Dauer der Stromabnahme während der ganzen Belichtungszeit, noch mehr die am Beleuchtungsschlusse auftretende, abermalige negative Schwankung als Zuschlag zur ersten, mit dem darauf folgenden verstärkten Rückschlage im Momente der vollen Rückkehr des Ruhestromes vortreffliche Mittel, die Erscheinung evidenter werden zu lassen und das Urtheil zu sichern. Wo die Schlußschwankung fehlt, wie es bei den Fischen sehr häufig ist, verlaufen auch die kleineren Schwankungen von $^1/_4$, 1 und 2 Scth. so jäh, wie zuckend im Fernrohrbilde, daß Täuschungen kaum möglich sind. Wir haben

uns dessen ausdrücklich versichert, indem der im Dunkelzimmer Experimentirende falsche Signale gab, oder den Lichtzutritt verschwieg und niemals falsche Antworten vom Galvanometerzimmer erhalten oder Belichtungen unentdeckt bleiben sehen, bevor nicht die Leistungsfähigkeit des Präparats erloschen war. Bei guten Froschpräparaten bedurfte es dieser Umständlichkeit begreiflich nur gegen Ende des Versuchs, wenn die Reactionsfähigkeit sank, da über Schwankungen von 4—5 Scth. beim Kommen des Lichtes, von fast ebenso großen beim Schwinden des Lichtes und vollends über eine pseudopositive von 9 Scth. bei der zuletzt erfolgenden Wiederkehr des Ruhestromes keine Zweifel obwalten konnten.

Wie wir nun wissen, reagirt der Strom des sensiblen Nervenstammes auf die gewiß sehr eigenthümliche Erregungsweise seines epithelialen Endapparates durch Licht ganz in derselben Weise, wie der des gemischten und motorischen Nerven nach *du Bois-Reymond*'s zahlreichen Feststellungen auf Erregungen aller Art, gleichviel ob diese von reflectorisch in Thätigkeit gesetzten, mit Strychnin vergifteten Ganglien ausgehen, oder an der eigenen Substanz des Nerven als electrische, thermische, chemische oder mechanische Einflüsse wirksam werden. Ueberall ist es nur dieselbe wohlbekannte negative Schwankung des stromgebenden Nerven. Daneben wird es Interesse erregen, daß der N. opticus während continuirlicher Belichtung seiner Endapparate sich nicht anders verhält, wie ein electrisch tetanisirter, discontinuirlich erregter Nerv. Giebt es Gründe, das Galvanometer im letzteren Falle für ungenügend zu halten, um uns die zu vermuthende Discontinuität der Schwankung wahrnehmen zu lassen, so darf man ihm in unserem Falle wol trauen, da keine Gründe vorliegen, die nächsten Folgen anhaltender Belichtung nach Art der meisten sonst bekannten Tetani für discontinuirlich zu halten; die dauernde Stromabnahme im N. opticus würde also füglich als Phototonus

zu benennen sein. Endlich sehen wir den Abschluß der Belichtung, d. i. das Aufhören der Erregung durch Licht, oder vielleicht das Hereinbrechen gewisser vom Lichte gehinderter retinaler Processe durch eine letzte negative Schwankung des Opticusstammes angezeigt, die für nichts anderes zu nehmen ist, als für eine abermalige, den Nerven durchlaufende Erregung, als eine von einem Reize bedingte Schwankungswelle, und wenn denn der Phototonus ein Zeichen des thätigen Zustandes der Opticusfaser ist, so kommt man zu dem merkwürdigen Schlusse, daß Lichtentziehung größere Effecte zum Centralorgan befördere und intensivere Empfindung auslösen könne, als anhaltendes Einfallen desselben Lichtes ins Auge.

Bei der gegenwärtig unermeßlich scheinenden Ausdehnung des mittelst der electrophysiologischen Methoden zu bearbeitenden Theiles der Sinnesphysiologie war es nicht angezeigt, über die ebengenannten Feststellungen hinaus zu gehen, so nahe es lag, namentlich die Nachzügler des unmittelbaren Sehactes, worüber uns die Empfindung in bekannter Weise Aufschluß giebt, im Gange des Dunkelstroms aufzusuchen, obgleich dies sowohl am N. opticus, wie an der Retina thunlich scheint. Ein zwingender Grund, auf dergleichen für jetzt zu verzichten, lag schon in der Mühsamkeit der Versuche, die wegen der gebotenen Eile etwas entmuthigt. Bei den Fischen nämlich versagt der N. opticus auf Lichtreiz sehr bald, trotz nahezu vollkommener Erhaltung der Leistungsfähigkeit des Stammes und der des Auges oder der Retina. Herrichtung und Anordnung dürfen daher nicht mehr als 7—10 Min. in Anspruch nehmen, wenn nicht zu wenig Zeit für die Belichtungsreihen übrig bleiben soll. Ohne bestimmte zeitliche Angaben machen zu können, dürfen wir die Dauer der Leistungsfähigkeit des Bulbus-Opticus-Objectes nach der Decapitation für den Barsch auf etwa 20 Min. schätzen; die äußerste Eile ist aber nöthig, wenn man am Fischopticus die

negative Schlußschwankung sehen will, die wir deshalb auch erst spät kennen lernten, nachdem wir lange an einen durchgreifenden Unterschied desselben gegen das Froschauge geglaubt hatten. Am Frosche darf man sich mehr Zeit lassen, bis 30 Min. nach dem Decapitiren; doch wird es Andern nicht besser als uns mit diesem Präparate ergehen und mancher Versuch mit vollkommen negativem Erfolge gemacht werden, weil es schwer ist den weichen Nerven vor allen Schädigungen zu hüten und weil der Zustand des Auges großen Einfluß hat auf die Erhaltung des functionellen Zusammenhanges der Retina mit ihrem Nerven. Druck am Bulbus muß durchaus vermieden werden. Vergiftungen mit Curare und Atropin heben jenen Zusammenhang nicht auf, wie es scheint auch nicht Pilocarpin, so lange es die Retina nicht selbst alterirt. Sehr im Gegensatze zum Sehnerven der Fische zeigt der des Frosches fast bis zum Erlöschen der Anfangsschwankung die dem Belichtungsschlusse angehörige.

Innerhalb gewisser Grenzen zeigen sich die beiden Schwankungen des Opticusstromes wenig abhängig von der Intensität des angewendeten Lichtes. Wenn eine 50 Ctm. entfernte Streichholzflamme an günstigeren Froschpräparaten z. B. Ausschläge von 2—3 Scth., der 75 Ctm. entfernte Gas-Argandbrenner solche von 5—6 Scth. erzeugt, so bringt dasselbe Gaslicht an manchen Augen, wo es durch die Sclera und Chorioïdea Zugang findet und nur ein Minimum desselben zur Wirkung kommt, ebenfalls nur 2—3 Scth. zu Wege und Magnesiumlicht nicht mehr, als das Gaslicht durch die Cornea. Etwas mehr ist durch intermittirendes Licht zu erzielen; da die Zunahmen der Schwankung hier jedoch klein sind und die Art der Beleuchtung dem Auge verderblich scheint, sprechen die numerischen Belege nicht sehr deutlich. Wir haben, weil wir besondere Hoffnungen auf das Verfahren setzten, die Methoden dieser Lichtreizung vielfach variirt, indem ein gutes Uhrwerk mit Schnurlauf die mit veränderlichen Schlitzen

versehene Diaphragmenscheibe drehte und ein Bündel paralleler Lichtstrahlen aus dem Sciopticon 4—30 Mal per Sec. in das Auge gelangen ließ, ohne indeß mehr als vorübergehend erheblichere Schwankungen damit zu erzielen. Leidlich monochromatisches rothes, gelbes, grünes oder blau-violettes Licht leistete weniger als gemischtes. Aus besonderen Gründen wurde versucht, ob partielle Belichtungen des Augengrundes mit sehr kleinen und intensiven Bildern Vorzüge hätten, und es schien zum mindesten, daß sie nicht viel schlechter wirkten als große.

Selbstverständlich wurden mehrere der Opticusversuche unter Ausschluß unsichtbarer Wärmestrahlen angestellt, schon weil uns hier wieder die so auffallenden und Mißtrauen erweckenden Erfolge einzelner Beleuchtungen durch die Sclera begegneten. Wo in der Tabelle grünes Licht genannt ist, handelte es sich um sehr wenig intensive, in dieser Beziehung gewiß gefahrlose Bestrahlung.

Um endlich den Gedanken an Muskelwirkungen abzuweisen, sei erwähnt, daß einige hinter der Iris und Linse halbirte Fisch- und Froschaugen von innen diffus erleuchtet deutliche negative Schwankung des Opticusstromes darboten, das Froschauge sogar beim Erlöschen des Lichtes. Indeß geht unter diesen Umständen der functionelle Zusammenhang zwischen Auge und Nerv früh verloren.

IV. Leitapparat und Sinnesepithel.

Welche der in ihrer Mannigfaltigkeit gleichwol gesetzmäßigen photoelectrischen Schwankungen des Gesammtauges, der hinteren Augenhälfte oder der isolirten Retina man für das Abbild derjenigen der im lebenden Auge eingeschlossenen Netzhaut nehmen möge, so wird man keine einzige finden, welche mit denen des N. opticus congruent wäre. Dies ist für die Beurtheilung des Sitzes und der Quelle der retinalen electrischen Vorgänge von

grundlegender Bedeutung, indem es den Gedanken, die Netzhaut für nichts Weiteres als für eine periphere Opticusausstrahlung zu nehmen, ebenso weit abweist, als die histologischen Thatsachen demselben den Boden entziehen. Nur ganz zufälliger Uebereinstimmung bedarf es, um das unbelichtete periphere Sehorgan an der Rückfläche, wohin die Nerven ausstrahlen, negative Spannung gegen die vorderen, von Oberflächen oder natürlichen Längsschnitten der Opticusausbreitung eingenommen annehmen zu lassen, wie wenn sich hinten Nervenquerschnitte befänden. Man wird *Holmgren* zwar gern zugestehen, die am geschlossenen Bulbus mit Einschluß des Sehnervenansatzes auftretenden gesetzmäßigen Dunkelströme scharfsinnig auf eine darin am Orte der Netzhaut befindliche Membran mit negativer Rückfläche zurückgeführt zu haben, ohne aber damit die Negativität der Stäbchenseite für ein Zeichen der Zusammensetzung dieser Schicht aus natürlichen Nervenquerschnitten nehmen zu müssen. Wenn vollends von diesem Objecte der Schluß auf die Präexistenz eines allgemeinen ruhenden Nervenstromes gezogen werden soll, so ist selbst für den Fall eines über alle Zweifel erhabenen Nachweises des Dunkelstromes in einem völlig unveränderten Auge einfach auf den Bau der Retina zu weisen, der uns fast überall, in der äußersten Schicht ausschließlich, ganz andere Dinge zeigt, als freie Nervenenden und in keinem anderen Niveau etwas, das solchen Enden nur ähnlich sähe.

Die Präexistenz des retinalen Ruhestromes oder Dunkelstromes, wie wir zu sagen vorzogen, war schon früher von *L. Hermann* geleugnet, später von neuen Grundlagen aus bezweifelt, indem auf die durch die Vergänglichkeit des Sehpurpurs und verwandte Erscheinungen bezeugte Veränderlichkeit der Netzhaut gewiesen wurde. Dies trifft für dunkel gehaltene und im Dunkeln abgeleitete Augen nicht zu, denn die Purpurbleiche ist durch den Einen von uns im Gegensatze zu dem darin vermutheten

Irritationsphänomen, wofür sie nach *Boll*'s Angaben gehalten werden mußte, umgekehrt als ein durch keinen Insult oder Reize, wie Druck oder electrischen Einfluß, die ja auch auf die Retina erregend wirken, sondern als ein von Erregbarkeitszuständen unabhängiger, völlig allein bestehender, ausschließlich vom Lichte abhängiger chemischer Act erkannt worden. Was immer also im Auge ohne Licht, in der Ruhe der Dunkelheit vorgehen möge, der Sehpurpur wird sich dabei nicht ändern und weder Alterations- noch Actionsströme veranlassen, denen der Dunkelstrom zuzurechnen wäre. Dagegen könnte es andere Sehstoffe geben, welche durch alle die Einflüsse und Stoffe, welche als Nervenreize zu bezeichnen sind, ebenso afficirt oder zersetzt werden, wie durch Licht, oder Dinge, die weder Sehstoffe noch überhaupt chemische Körper, sondern organisirte Molekeln wären, von solcher Alterabilität, daß jeder am Bulbus beobachtete Dunkelstrom erst durch vollkommenen Ausschluß der leisesten Abweichung von den Normalverhältnissen zu legitimiren wäre. Einer solchen Anforderung wird gegenwärtig nicht zu genügen sein, und um so weniger genügt werden, als es nichts helfen könnte gegenüber dem Einwande, daß wir überhaupt keine absolute Ruhe im nervösen Apparate des Sehorgans kennen.

Glücklicher Weise kommt hinsichtlich der photoelectrischen Erscheinungen am Auge zunächst wenig oder nichts auf den Dunkelstrom an, denn dieselben sind ihrer Natur nach unabhängig sowohl von der Richtung jenes Stromes, wie von dessen Vorhandensein und bestehen nur in der Entwicklung electrischer Gegensätze zwischen Vor- und Rückseite der Netzhaut, indem einmal die Stäbchenseite negativ wird (+ S.) gegen die andere, das andere Mal positiv (— S.). Diese Gegensätze treten gesetzmäßig und abhängig vom Lichte auf und wenn sich jemals etwas ihnen vergleichbares ohne Licht ereignet, so könnten dies nur die ganz langsamen, nicht selten mit völliger Umkehr verbun-

denen, wiederholt nach dieser und jener Seite schlagenden Wandlungen des Dunkelstromes sein, deren oben so häufig gedacht werden mußte. Wir hätten nichts dagegen, diese auf Erregungsvorgänge durch Absterbeprocesse, wie Erstickung, Säuerung u. dergl. zurückzuführen und vermöchten uns dergleichen selbst den zarten Wolken gleich, die unser Sehfeld im Dunkeln wie Nebellicht durchwallen, im lebenden Auge zu denken, begleitet von electrischen Schwankungen langsamen Verlaufes, in deren lange flache Wellen die photoelectrischen nur tiefe, steile Kerben ziehen oder spitze Gipfel pflanzen würden.

Der Versuch, den Dunkelstrom des Auges auf Ruheströme der Fasern des Sehnerven zurückzuführen, mußte naturgemäß den andern nach sich ziehen, die photoelectrischen Schwankungen der Retina den gewöhnlich die Erregung begleitenden Schwankungen der Nerv- und Muskelströme einzureihen. Indeß scheint *Holmgren* gefühlt zu haben, in welchem Widerspruche die von ihm am Frosche rein positiv, bei den übrigen Thieren erst negativ, dann positiv gefundenen Schwankungen der Bulbusströme mit der Erfahrung stehen, daß der erregte Nerv ausschließlich negative hat, und darum anzudeuten, es sei weniger an die gewöhnliche Erregungsweise, als an die durch den constanten Strom zu denken, wo allerdings die Phasen des Electrotonus zur negativen Schwankung algebraisch summirt auch zu positiven Anlaß geben können. Die Vorstellung von der Aehnlichkeit der Erscheinungen an der Retina mit denen am Nerven beim Kommen und Schwinden des polarisirenden Stromes braucht nicht weiter ausgesponnen zu werden, um zu zeigen, daß dabei doch in keinem Falle volle Congruenz mit den retinalen Schwankungen auf Kommen und Gehen von Licht herauskommt. Um so mehr ist es Zeit, sich ernsthaft zu erinnern, daß das ausschließliche Vorkommen negativer Schwankung am Stamme des N. opticus dasselbe Verhalten für eine wichtige Schicht der Retina und zwar für die mit dem Sehnerven einzig

in gewebseinheitlichem Zusammenhange stehende vordere Faserschicht bezeugt, welche also zur selben Zeit, wo die ganze Retina eine Reihe electrischer Schwankungen z. Th. umgekehrter Art aufweist, nur negative besitzen kann. Was davon abweicht, muß demnach seinen Sitz in Schichten haben, die nicht weiter als bis zur Ganglienlage nach vorn reichen.

Hieran schließt sich eine andere, nicht minder schwer wiegende Thatsache: der Strom des N. opticus hört lange vor dem der Netzhaut auf, Lichtreiz mit Schwankungen zu beantworten, und da das Gleiche für die vordere Faserschicht gelten muß, so beziehen sich die meisten Beschreibungen der photoelectrischen Schwankungen auf Objecte, die bezüglich der vorliegenden Frage als reducirte Retinae anzusehen sind, als Membranen, welche vorn durch die ersten gangliösen Elemente aber nicht von mitthätigen Nervenfasern begrenzt sind.

Das frühe Versagen des N. opticus zur Zeit, da die Netzhaut am Galvanometer noch überaus mächtig anspricht, und die dauernde Indolenz des Nervenstammes gegen Lichtreiz während anhaltender Wirksamkeit der Retina könnte man versucht sein, Veränderungen des Nerven selber, wenigstens in seiner vorderen retinalen, wirklichen Ausbreitung zuzuschreiben. Dies läßt sich durch die oben belegte Möglichkeit, durch electrisches Tetanisiren nicht nur vom Nervenstamme, sondern auch vom Innern des Auges her, lange über die Zeit der Reactionsfähigkeit gegen Lichtreiz hinaus, am centralen Ende des Sehnerven negative Schwankung zu erzielen, sogar bei den Fischen widerlegen, wo der Opticus früh versagt, und am vollkommensten zurückweisen durch die Erfahrung, daß die electrische Erregbarkeit der Opticusausstrahlung in der Retina bei den Fischen gewöhnlich die der Retina durch Licht überdauert. Da man außerdem längere Leistungsfähigkeit von den marklosen Fasern des N. olfactorius des Hechtes kennt[1]),

[1]) vergl. Bd. III. S. 149.

die sich von denen der Barschretina nicht unterscheiden, so giebt es keinen Grund, die physiologische Erhaltung der vorderen Retinaschicht zu bezweifeln, selbst in dem Falle, wo sie auf Lichtreiz nicht mitreagirt, was für die meisten Beobachtungen an der isolirten Netzhaut gilt.

Unter diesen Umständen muß eine Unterbrechung zwischen zwei noch nicht afficirten Gewebselementen durch Versagen eines dritten jene verbindenden sich ereignet haben und ein solches braucht nicht erst vorausgesetzt zu werden, sondern ist vorhanden in den retinalen Ganglienzellen. Die sogenannten inneren Körner mag man als streitige Punkte der Retinahistologie umgehen, aber wenn mit ihnen als Einschaltungen in die nervöse Bahn von den vorderen Ganglien oder von den Fibrillen der Faserschicht bis zum Sinnesepithel zu rechnen ist, so bleiben sie eben auch gangliöse Elemente, wie alle in den Lauf von Nervenfasern unterbrechend eingefügten Zellen. Genug, es giebt zwischen Opticusfaser und Sehzelle mindestens eine gangliöse Station und von wie viel größerer Vergänglichkeit eine solche zu sein pflegt, als die Leitung selbst, ist bekannt. Man brauchte also dazu nur die Annahme zu machen, daß die Ganglien der Retina, der Auffassung dieses Organs als eines vorgeschobenen Postens des Gehirns gemäß, sich wie die des Großhirns verhalten, welche nach *Luchsinger*'s[1]), von *Auerbach*[2]) bestätigten Erfahrungen selbst beim Frosche ungemein früh nach Störungen der Circulation und Respiration versagen, um auch die auffallend frühzeitige Leitungsunterbrechung der Netzhaut zu verstehen.

Mit der Annahme der gangliösen Leitstörung gelangt man für die derselben unterworfenen Netzhäute zu einer allerdings einladenden Quelle der Dunkelströme, wenn man dieselben als

[1]) Zur allgemeinen Physiologie der irritablen Substanzen. Rede. 23. Nov. 1878. Bonn 1879.

[2]) L. Auerbach, Dissert. inaug. Heidelberg 1880.

Längs-Querschnittströme derjenigen Nervenfasern auffaßt, deren Fibrillen die vordere Schicht der Retina bilden und in die Dicke der Netzhaut eintretend zu den Ganglien nach außen umbiegen. Diese Fasern wären da, wo sie in abgestorbene Ganglien münden, als mit chemischen Querschnitten versehen zu betrachten und würden dieselben der negativen Stäbchenfläche zuwenden, während die Vorderfläche der Membran lauter natürliche Längsschnitte aufweist. Unter Umständen mag der Dunkelstrom z. Th. auf dieses anatomische Substrat zu beziehen sein, aber wenig stimmt damit das in allen Ueberlebensverhältnissen vorkommende Erlöschen oder Umkehren jenes Stromes, Erscheinungen, welche mindestens noch ein zweites, ohne Licht stromgebendes Substrat erfordern, dem die Aufhebung und Uebercompensation jenes Nervenstromes zuzuschreiben wäre. Das Absterben der Ganglien zugebend, sieht man ferner ein, daß Alles, was außer den vorderen Opticusfibrillen in den mittleren Schichten der Netzhaut an leitenden, also nervösen Fasern noch vorhanden ist, zu einem gewöhnlichen Nervenstrome kaum etwas beitragen kann, da diese vorwiegend radiär verlaufenden Gebilde der Vorder- wie der Rückseite wesentlich Querschnitte zuwenden, folglich „unwirksam“ angeordnet sind.

Indem wir uns den Widerspruch nicht verhehlten, dem die angenommene Vergänglichkeit der retinalen Ganglien wenigstens bezüglich der in Rede stehenden, Fischen und Amphibien entnommenen Objecte begegnen könnte, da ja so viele Ganglien der Poikilothermen, wie die des Rückenmarkes, des Herzens u. s. w. thatsächlich sehr lange überleben, und des Einspruchs gewärtig sein mußten, daß die Ganglien selbst Quellen sowohl der Dunkelströme wie der Schwankungen sein könnten, worüber um so zahlreichere Annahmen möglich wären, je weniger wir von electrischen Vorgängen in diesen Elementarorganismen wissen, sahen wir uns nach einem Präparate um, in welchem Niemand einiger-

maßen lange überlebende Ganglien voraussetzen würde. Ein solches Object fand sich in der Vogelretina.

Holmgren hat schon angegeben [1]), daß ausgeschnittene Stücke des Augengrundes der Säuger und Vögel sowohl den Ruhestrom, wie dessen Schwankungen auf Belichtung zeigten und uns war es sogar gelungen, diese Erscheinung an der isolirten Retina des Kaninchens wahrzunehmen; das Präparat vom Säugethiere erwies sich aber außerordentlich vergänglich und nicht besser fanden wir neuerdings den ganzen Augengrund, in dem die Netzhaut gar nicht berührt worden. Hing nun dieses rasche Erlöschen der photoelectrischen Reaction, unserer Auffassung conform, weder mit der Vergänglichkeit der gangliösen noch mit der der faserigen Nervenelemente zusammen, so sagten wir uns, daß die der Sehzellen entscheidend sein würde. Mehr, als wir es ahnen konnten, bestätigte dies die Untersuchung der Retina der Taube.

An lebenden Hühnern fand *Holmgren* den im Organe von hinten nach vorn gerichteten Dunkelstrom beim Einfalle des Lichtes negativ, auf Lichtentziehung positiv schwankend. Dasselbe fanden *Dewar* und *M'Kendrick* bei der Taube und Eule; ebenso verhielten sich nach *Holmgren*'s Beobachtung der abgetrennte Augengrund und Stücke dieses, was wir für die Taube bestätigen können. Wir sahen aber sogleich, daß man die Retina selbst, d. h. isolirt vortrefflich zu dem Versuche verwenden könne, denn die Erscheinungen waren daran dieselben und die Schwankungen erzeugten beträchtliche Ausschläge (bis 30 Scth. und mehr). Nur mußte man sehr bald auf die positive Schlußschwankung verzichten. Entsprechend der den Mikroskopikern bekannten Haltbarkeit der langen Stäbchen und Zapfen in der Taubenretina fanden wir deren photoelectrische Reaction außerordentlich dauerhaft, fast so günstig, wie bei den Fischen. Ausnahmen, die übrigens

[1]) Bd. III. S. 320.

bei den Fischen auch vorkommen, sind uns allerdings begegnet, unter zahlreichen Thieren indeß nur zwei, wo von Anfang an gar keine Lichtreaction zu bemerken war, vielleicht weil wir erst später in dem Erwärmen das Verfahren kennen lernten, den Erfolg besser zu sichern.

Netzhaut der Taube.

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
I.	—363		
¼ der Ret. a.	—323	+20	
		—12	
	—307	+21	
		—15	
	—301	+18	rothes Licht.
		—17	
b 2. Auge.	—132		
	—122	+ 9	
		—10	
	—127	+ 5	
		—10	
	—107	+ 4	
		— 8	
	— 99	+ 8	
		— 4	
c Präparat von a nochmals.	+ 13	— 7	
		+ 6	
	+ 13	— 6	
		+ 7	
d Präparat von b nochmals.	+107		
	+ 47	—12	
		+ 3	
8 Min. später.	+ 62	— 4	
		+ 2	
	+ 58	— 5	
		+ 2	
10 Min. später.	+ 63	— 2	
		+ 1	
Stück Ret. von a.	+ 88	— 4	
	+ 74	— 2	35 Min. nach der Decapitation
		+ 1	
II.	+ 45		
a Stück der Retina.	— 75	+10	16 Min. nach der Docapitation.
		?	
	— 85	+ 8	
		— 2	
	— 71	+ 7	
		— 9	
b Aus dem andern Auge.	+ 22	— 9	24 Min. nach der Decapitation.
		+ 3	
	+ 12	— 7	
		+ 3	
	— 9	0	32 Min.
		0	
c Präparat von a.	+ 80	— 4	36 Min.
		+ 2	
	+ 72	— 5	
		+ ?	
III.	—240	+10	
Stück der Retina.		— 2	
	—186	?	
	—180	+ 3	
		— 5	
	—199	+ 2	
		— 1	
	—266	0	nach 10 Min.
		0	
IV. a	—307		Temp. 12° C.
	—387	+14	
		— 9	
	—392	+10	
		—13	
	—379	+ 4	nach 9 Min.
		— 9	
	+ 76	0	19 Min.
b Neues Retinastück.	+ 74	—10	22 Min.
		+ ?	

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	+ 41	— 6 + 1	
	+ 24	— 6 +10	
	+180	— 7 + ?	28 Min.
	?	— 5 + 2	
	+150	— 5 + 5	
V. a	— 37	+ 8 —10	5 Min.
	— 19	+ 2 ?	
	— 17	+ 3 — 4	
b	— 12	+ 3 — 5	11 Min.
	+ 34	—10 + 5	
	+ 28	— 7 + 1	
Wieder a	— 19		15 Min.
VI. a	—252	+36 —81	Temp. 30° C. 4 Min. nach d. Decapitation.
	— 90	+28 —63	
	+ 58	—22 +42	7 Min.
	+ 98	—21 +35	
	+138	—21 +35	
	+167	— 8 +15	
	+172	+18 —24	16 Min.
	+232	— 7 + 7	Andres Stück derselben Retina, bis dahin nicht erwärmt.
b	+232	— 3 +14	3 Min. erwärmt.
	+268	— 3 + 2	4 Min. erwärmt.
	+212	— 3 + 1	9 Min. erwärmt.
c aus dem andern Auge.	+272	—25 +34	30 Min. ohne Erwärmen conservirt; jetzt erwärmt
	+281	—23 +25	
VII. a	+ 15	— 8 + 3	3 Min. nach Decapitation.
	+ 5	— 7 + 3	rothes Licht.
b	+117	—34 +36	nach 6 Min.
	+ 77	—40 +25	
	+ 47	—20 +14	nach 20 Min.
	— 63	+ 6 — 9	
	— 57	+ 5 — 7	rothes Licht.
	— 8	+ 4 — 3	nach 26 Min.
c Präparat von a.	+ 46	— 5 + 4	nach 30 Min.
	+ 14	— 3 + 1	
	+ 6	— 2 + 2	nach 45 Min.
	+ 53	— 2 + 3	Präparat schwach erwärmt.
	+280	— 6 + 6	wenig intensives rothes Licht.
	+279	—12 +13	
	+257	— 5 + 4	36 Min.
d Andres Stück derselben Ret.	+ 25	— 5 + 6	37 Min. kalt gelegenes Retinastück
	+ 50	—32 +22	allmählich fortschreitende Erwärmung des Präparats
	comp.	—20 +11	
	+293	—10 +15	Retina gewendet.

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	+293	— 9	
		+14	
Stück der Ret. von a.	+204	— 1	47 Min. kalt gelegen.
		+ 1	
	+192	— 5	3 Min. erwärmt.
		+ 0	
	+184	— 3	
		+ 1	
	?	0	51 Min.

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
VIII.	—287	+18	erwärmt; 9 Min. nach Decapitation.
	comp.	—33	
	—252	+13	
		—28	
	+217	—25	
		+12	
	+207	— 8	
		+ 8	
	+205	— 6	
		+ 6	

Aus diesen Beobachtungen glauben wir entnehmen zu dürfen, daß die Taubennetzhaut sich ohne Erwärmen am längsten erhält, bei höherer Temperatur aber am besten auf Licht reagirt. Die Erwärmung geschah über einem großen, mit mehrfach durchbrochenem Deckel versehenen Wasserbade, unter einer weiten, über die Electroden gestülpten Glasglocke, worin die Temperatur sehr langsam auf 25° bis höchstens 40° C. stieg. Da der Dunkelstrom der Taubennetzhaut stürmischeren, mit Umkehr verbundenen Schwankungen unterliegt, als bei den Poikilothermen, ist es nöthig hervorzuheben, daß dieser Wechsel bei andauerndem Erwärmen geringer wird und ohne Erwärmen, nachdem das kleine Präparat natürlich rasch die umgebende Temperatur angenommen hat, besonders auffällt. Man kann sich also an den erwärmten Präparaten am wenigsten über die den Beleuchtungen angehörigen Schwankungen täuschen, was geübten Beobachtern überhaupt nicht begegnen wird. Die beste Garantie leistet hier das Gesetz der constanten Spannungsänderung, nach welchem man in Kenntniß des Stromumschlages die Richtung der Schwankung in den meisten Fällen voraussagen kann. Wenn wir dasselbe Gesetz an der Taubennetzhaut nicht immer constatirt haben, so dürfen wir dies auf die anfänglich unterlassene fortdauernde Controle der Richtung des jeweiligen Dunkelstromes beziehen.

Obgleich bis heute der Gedanke nicht aufgekommen sein wird, daß Ganglien und Nerven der Vögel mehr als $^3/_4$ Stunden nach Ablösung vom Körper ihre Erregbarkeit bewahrten[1]), so haben wir doch nicht unterlassen, die Ueberlebenszeit einiger Theile des Nervensystems nach der Decapitation ausdrücklich festzustellen. Reflexe oder Alterationsbewegungen geköpfter Vögel können in den ersten Augenblicken sehr lebhaft sein, aber sie erlöschen bei der Taube spätestens nach 2—3 Minuten, und als wir 5 Minuten später einen Drath ins Rückenmark bohrten, sahen wir nirgends Bewegungen auftreten. Nach 12 Minuten war es unmöglich, an den direkt noch gut erregbaren Muskeln Bewegung auf stärkstes electrisches Tetanisiren der großen Nervenstämme wahrzunehmen, und als in einem Falle der N. ischiadicus nach 7 Min. mit Längs- und Querschnitt zum Galvanometer abgeleitet wurde, ergab sich wohl ein ziemlich kräftiger Strom normaler Richtung, aber keine Spur negativer Schwankung, während das andere Ende des recht kurzen Nerven den stärksten Wechselschlägen eines großen, mit *Helmholtz*'scher Einrichtung versehenen Inductoriums ausgesetzt wurde. Auch sahen wir das Herz, dessen anhaltende Rhythmik auf Ganglien bezogen zu werden pflegt, nach spätestens 5 Minuten still stehen und nach 7 Minuten reactionslos gegen die gewöhnlichen Erregungen werden.

45—50 Minuten nach der Isolirung können hiernach in der Taubennetzhaut weder Nerven noch Ganglienzellen Ursache der auf Licht entstehenden Stromesschwankungen sein, am wenigsten so regelmäßiger, wie der beobachteten, man müßte denn eine besondere Art ungewöhnlich dauerhafter, dahin zu rechnender Gebilde ad hoc erfinden wollen. Fragen wir uns, welche histo-

---

[1]) Man müßte denn *Frédéricq*'s merkwürdige Beobachtung heranziehen wollen, nach welcher an Kaninchennerven zuweilen noch 5, 10 bis 24 St. nach dem Tode negative Schwankung des Nervenstromes vorkommt. Vergl. Arch. f. Anat. und Physiol. Abth. 1880.

logischen Elemente übrig bleiben, von denen man so langes Ueberleben kennt, so bleiben außer den Zellen des Blutes und der Bindegewebsgruppe, die hier nicht zu berücksichtigen sind, nur gewisse epitheliale Zellen übrig, z. Th. solche mit sehr lebhafter, leicht kenntlicher Thätigkeit, wie die Flimmerzellen, die auch in der Trachea der Taube mindestens eine Stunde lang fortschlagen[1]). In der Retina bleiben nach Ausschluß aller übrigen Gewebselemente nur die davon in jeder weiteren Beziehung abweichenden der Stäbchen-Zapfenschicht übrig, denen die gefundenen dauernden photoelectrischen Schwankungen zuzuschreiben sind und diese sind ebenfalls epitheliale; es sind die Bestandtheile des Sinnesepitheliums, d. h. die Sehzellen: die Stäbchen und die Zapfen.

Die electrisch reagirenden Elemente absterbender Netzhäute ausschließlich, die der lebenden vorwiegend im Sinnesepithel zu suchen, kann kaum für gewagt gelten, wenn man erwägt, daß nur in diesen die Erregungen beginnen, welche durch das Licht eingeleitet werden; und sonderbar wäre es, wenn diese regsamen Zellen keine Actionsströme darböten, nachdem solche an allen leidlich geordnet zusammengelagerten, der Ableitung zu stromprüfenden Mitteln zugänglichen Zellen, im Zusammenhange mit deren Leistungen constatirt worden sind. Man erinnere sich vor Allem der Drüsenströme, die Epithelströme sind, und beachte, daß alle darauf untersuchten Drüsen in der Ruhe Negativität der dem Lumen oder der Oberfläche zugewendeten Seite gegen Positivität der den Grundmembranen und dem Nervenzutritte hingekehrten Fläche darbieten, also Ströme derselben Richtung geben, wie die Retina,

---

[1]) Man überzeugt sich hiervon am besten durch das bekannte Gleiten auf die Schleimhaut gestreuter Kohletheilchen, namentlich indem man dieselben der Schwere entgegen durch die Flimmerzellen bergan treiben läßt; ein Versuch der noch lange anschlägt, wenn es nicht mehr glückt, die Bewegung der Härchen an den abgestreiften Epithelien direkt zu sehen.

deren Oberfläche hinten liegt, mit vorn zutretenden Nerven. Von *Rosenthal*, *Röber*, *Hermann*, *Luchsinger* u. A. wurde sowohl positive Schwankung, wie negative auf Erregung der Absonderung, zuweilen negative mit positivem Nachschlage, grade wie unter Umständen von der Fischretina, am Bulbus bei den Säugern, Vögeln und der Schlange nach *Holmgren* während des Belichtungsactes nachgewiesen. Es fehlt also nicht an Analogieen zur Unterstützung unserer im Uebrigen auf dem Verfahren des Ausschlusses fußenden Annahme, und wenn man einwenden wollte, daß die electromotorische Indifferenz des retinalen Pigmentepithels daneben schwer verständlich sei, so darf auf die relative Trägheit der mit Licht und Dunkelheit zusammenhängenden phototropen und regenerativen Function dieser Zellen aufmerksam gemacht werden, die vielleicht nur solchen Wandel electrischer Spannungen erzeugt, der den Beobachtungsmitteln wegen der Langsamkeit seines Verlaufes bis jetzt unzugänglich bleiben mußte.

Den Einwänden und Bedenken wäre zu begegnen, wenn es glückte, Netzhäute in der Zone der sog. Zwischenkörnerschicht, ohne eingreifende Aenderung der erhaltenen Blätter zu spalten, in denen man einerseits nur epitheliale, andrerseits nur graue aus Nerven und Ganglien gebildete Schichten hätte. Wir versuchten die Spaltung, indem wir Froschnetzhäute mit der Rückseite nach unten auf einem Blättchen Seidenpapier sich glatt ansaugen und ausbreiten ließen, ein zweites kleineres Papier auf die Faserseite legten und beide zwischen doppelten Fließpapierlagen einige Minuten mit 20—100 gr. beschwerten. Wenn man hierauf das obere Seidenpapier umlegt und wie ein Pflaster langsam abzieht, so gelingt es oft, die stärkere vordere Platte völlig farblos von dem unteren mit einem schön purpurnen Flecke bedeckten Papier zu trennen. Vor der Trennung giebt das durch das feuchte durchsichtige Seidenpapier ausreichend zu belichtende Gesammtpräparat trotz der Pressung sowohl Dunkelströme, wie

die gesetzmäßigen 3 Schwankungen und dasselbe gilt nicht selten noch, wenn auch mit verminderten Ausschlägen für die vordere farblos abgezogene Retinaplatte, in den meisten Fällen jedoch unter Verlust des positiven Vorschlages der negativen Schwankung, während die positive Schlußschwankung noch deutlich zu sein pflegt. Von dem purpurnen Papier, das bald diese, bald jene Ungleichartigkeit in den Bussolkreis einführte, sahen wir dagegen niemals irgendwelche electrische Wirkung durch Licht erfolgen. Die mikroskopische Untersuchung der Blättchen ergab bei dem farblosen, mit der Objectseite gegen das Deckglas gelegten das reizende Bild der aus eckigen Stücken fest gefügten Mosaik sämmtlicher Innenglieder der Stäbchen mit den dazwischen herausspringenden spitzen und glänzenden Zapfen, deren Außenglieder durchweg wohl erhalten waren. Das farbige Papier in derselben Weise orientirt, zeigte nichts als durcheinander geworfene, z. Th. verknickte Stäbchenaußenglieder, nirgends deren Innenglieder oder Zapfen. Doch ergab die Betrachtung unberührter, mit der Papierseite gegen hohl aufliegende Deckgläser angesogener Präparate an manchen Stellen, wo man gut durch den Papierfilz sehen konnte, regelmäßig zusammenliegende, mit den Enden angeklebte Gruppen der Stäbchenaußenglieder. Ohne andere Garantie für eine Erhaltung der Ordnung dieser Gebilde übernehmen zu können, glauben wir im Uebrigen kaum, daß dieselben der Art gelitten hatten, um das Ausbleiben der photoelectrischen Reaction daraus erklären zu können; es dürften sich auch Gründe finden, diese mehr den Innengliedern, als den Außengliedern zuzuschreiben. Andernfalls müßte man annehmen, daß die der farblosen Seite verbliebenen Zapfen, die ihre Außenglieder nicht verloren, ausschließlich Ursache der Schwankungen geblieben seien, was nicht unmöglich wäre.

Der Spaltungsversuch an der Tauben- und Fischretina ausgeführt, ließ bisweilen, wenn nicht alle, so doch die Mehrzahl der Innenglieder sowohl der Stäbchen als der Zapfen sammt deren

Außengliedern auf dem von der übrigen Netzhaut getrennten Papiere erhalten. Aber diese Netzhäute reagirten schon vor der Trennung, nach leichter Pressung zwischen den Papieren nicht mehr auf Licht und die abgetrennten Sehzellen erschienen auch mikroskopisch stark verändert, am meisten die der Vogelretina, deren Zapfeninnenglieder sich sämmtlich stark gekrümmt und eingerissen präsentirten, während ein großer Theil der farbigen Oelkugeln zu größeren zusammengeflossen oder mißgestaltet darunter lag.

Die Verlegung der photoelectrischen Schwankungen in die Sehzellen schließt selbstverständlich die Bedeutung der beiden am N. opticus constatirten negativen Schwankungen bei dem mittelst der Bussole am frischen und gesammten Sehorgan bemerkbaren Vorgange nicht aus, sondern es müssen die Opticusschwankungen sogar merklichen Einfluß auf den letzteren haben. Vielleicht sind sie Ursache der im Ganzen schwachen positiven Ausschläge, welche der Bulbus giebt und von Vortheil zur Erkennung negativer in der Retina, wie am lebenden Auge der Säuger und Vögel, wo der Belichtungsact solche wenigstens am Anfange nach *Holmgren* erzeugt, indem sich die Schwankungen der Sehzellen und die der Fasern algebraisch summiren. Wir sind auch weit entfernt, die unter den intensivsten und günstigsten Belichtungen doch immer schwachen negativen Schwankungen am Stamme des Sehnerven zum Maßstabe der wirklichen, in den einzelnen Fasern verlaufenden Schwankungswellen zu machen, einestheils weil die Beobachtung nur an Objecten anzustellen ist, in denen die Leitung zu den Sehzellen sicherlich schon bedeutend gelitten hat, andrerseits weil zeitliche Differenzen des Anlangens der Erregungswellen am Ableitungsorte die Größe der Einzelvorgänge wahrscheinlich in gleichem Maaße verdecken, wie dies an willkürlich oder reflectorisch erregten Nerven und Muskeln nach *du Bois-Reymond*'s u. A. Untersuchungen der Fall ist.

V. Verschiedenheiten der photoelectrischen Schwankungen unter den Wirbelthieren.

Den Differenzen der photoelectrischen Schwankungen an den Netzhäuten verschiedener Thiere dürfte vermuthlich die Tendenz in Aussicht stehen, durch Annahme beiläufiger, das Wesen der Vorgänge nicht treffender Nebenumstände oder aus Unzulänglichkeiten des Untersuchungsverfahrens erklärt zu werden. Die auffälligsten Differenzen fanden sich nach *Holmgren* an den Bulbusströmen des Frosches einerseits, der Säuger, Vögel und einer Schlange (Vipera berus) andrerseits, indem hier $- +$ S, dort $+ +$ S gefunden wurde. Da es aber ein Ermüdungsstadium giebt, in dem der geöffnete Bulbus des Frosches auch $- +$ S giebt, so kann die Vermuthung entstehen, daß die veränderlicheren Augen der Säuger und Vögel, im völlig normalem Zustande untersucht vielleicht ebenfalls $+ +$ S gäben. Dasselbe könnte hinsichtlich des sehr kleinen, schwer schonend zu präparirenden Schlangenauges gelten. Wir haben über die lebenden Augen der Warmblüter keine eigenen Erfahrungen, können aber im Sinne des genannten Einwandes darauf aufmerksam machen, daß die Ableitung des Bulbus hier gewisse operative Eingriffe erfordert und z. B. von *Dewar* und *M'Kendrick* unter tiefer Chloroformnarkose ausgeführt worden ist. Wenn man die hinteren Theile des Bulbus zugänglich machen und entblößen, den Orbitalrand oder gar das Dach der Orbita, wie bei den Vögeln entfernen muß, so sind derartige Störungen der Blutcirculation im Auge möglich, daß namentlich kurz nach dem Eingriffe kaum an normales Sehen zu denken ist. Die Widerlegung dieses Einwandes vorausgesetzt, blieben dann noch Garantieen zu fordern, daß das Auge nicht gedrückt worden, da schon mäßigem Drucke rasches Erblinden folgt. Gelingt es aber auch am unversehrten Thiere etwas von den photoelectrischen Schwankungen wahrzunehmen, nachdem eine Electrode an die Cornea,

die andere auf den Kopf oder an einen beliebigen Körpertheil gesetzt worden, so wird dieses Verfahren, wenn überhaupt einwandsfrei, schwerlich ein vollkommenes Bild der Einzelheiten in dem Verlaufe complicirter Stromesschwankungen geben. Die Möglichkeit, daß die Verhältnisse bei den Warmblütern übereinstimmender mit denen des Frosches noch gefunden werden, ist deßhalb nicht ausgeschlossen.

Den vorstehenden Erwägungen gegenüber gewinnen die vom Frosche zu den Fischen gefundenen Differenzen besondere Bedeutung, denn hier sind die Erscheinungen auf beiden Seiten an allen Objecten und durch alle Alterationsstadien verfolgt und der Differenzen so viele und gewichtige nachgewiesen, daß selbst der anscheinend geringfügigere Unterschied der frischesten Objecte mehr Beachtung verdient, als es scheinen würde, wenn man nur diesen kennte. Abgesehen von den nur quantitativen Differenzen bezüglich der positiven Schlußschwankung, liegt der Unterschied in dem nur bei den Fischen gefundenen, dort genauer erörterten zögernden Verlaufe der ersten positiven. Da zeitmessende Versuche darüber nicht vorliegen, können die oben gegebenen graphischen Darstellungen dieses Verhaltens natürlich keinen Anspruch auf vollkommene Treue machen, aber wir dürfen hinzufügen, daß Autographe die Verzögerung weniger bescheiden ausdrücken würden, denn die Bewegung des Scalenbildes ist in Wirklichkeit der Art, daß der Beobachter in der Regel auf das Signal Licht zuerst an Wirkungslosigkeit des Präparates glaubt, bis sich die Scala dann äußerst langsam beginnend, darauf wenig beschleunigt, endlich rasch verschiebt.

Wenn die photoelectrischen Schwankungen vornehmlich von den Sehzellen herrühren, so enthalten die Differenzen in der Thierreihe angesichts der außerordentlichen Mannigfaltigkeit des Baues und der chemischen Zusammensetzung der Stäbchen und Zapfen nichts Ungereimtes; man müßte sich vielmehr darüber

wundern, daß die vorhandenen Untersuchungen an den Warmblütern, vom Säuger zum Vogel, wo die Sehzellen den größten Wechsel aufweisen, keine solche ergeben haben. Vom Frosche zu den Fischen wären die photoelectrischen Differenzen wegen des außerordentlich großen Unterschiedes in den Elementen der Sehzellenschicht beinahe vorauszusetzen, nur käme es darauf an zu wissen, welche morphologischen und chemischen Charaktere die wesentlichen oder bestimmenden seien, was vergleichend physiologischen Arbeiten als anziehender Lohn in Aussicht stände.

Es sind nur wenige Erfahrungen, die wir in dieser Beziehung anzuführen haben. Das Aalauge, das keine Chorioïdaldrüse und nur sehr kleine Zapfen in der Retina hat, wurde bereits neben dem der übrigen Fische erwähnt. Einige Versuche am Auge des Bleys (Abramis Brama), wo zwar die Sehzellen nicht wesentlich von denen der übrigen Fische mit Nebenkiemen abweichen, wohl aber jenes merkwürdige Guaninepithel die Stäbchen und Zapfen umkleidet, ergab keine photoelektrischen Differenzen. Unter den nächsten Verwandten des Frosches (R. esculenta und temporaria verhalten sich gleich) wurden bis jetzt Bufo vulgaris, Triton cristatus und Salamandra maculosa herangezogen, die Kröte wegen der fast vollkommenen Uebereinstimmung ihrer Retina mit der Froschretina, die sich bis zum Vorkommen der merkwürdigen, wie es scheint, nur die ungeschwänzten Batrachier auszeichnenden grünen Stäbchen erstreckt, der Salamander, weil er keine grünen Stäbchen, aber sehr ausgebildete Doppelzapfen besitzt, Triton wegen der ungemein abweichenden, conischen Uebergangsbildungen, welche sowohl den Stäbchen als den Zapfen gleichen und sich durch Armuth an Sehpurpur auszeichnen.

Bley (Abramis Brama).

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
I. a	+175	0	ganzer Bulbus.
	+ 10	— 1/2 + 1 1/2	Hohlschaale mit Linse.
	+ 11	—20 +17	1/4 der isolirten Retina hinten mit Guaninbrei bedeckt.
	+ 10	—24 +17	"
	+ 6	—26 +20	"
b	— 40	+18 —13	2. Auge; schwarzer Theil der Retina.
	— 39	+17 —13	"
c	— 55	—10 + 1	tapetirtes Stück derselben Retina.
II. a	?	+ 4 0	ganzer Bulbus.
		+ 7 — 3	
b	+338	—12 + 6	Hohlschaale ohne Linse.
	+344	—13 + 7	"
c	+ 18	—16 + 8	isolirte Retina.
	+ 18	—14 + 8	"

Kröte (Bufo vulg.).

III. a	+110	+ 1 + 1	ganzer Bulbus.
b	+202	+ 3 + 6	zweiter Bulbus.
c	+118	+ 1/2 — 5 1/2 + 5	Hohlschaale davon.
d	+ 13	—55 +15	isolirte Retina daraus.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
IV. a	+ 16	−64 +30	andre Kröte; isolirte Retina.
	+ 16	−45 +22	Strom kehrt bei L. f. jedesmal nach der +S. langsam zur alten Größe zurück.
b	+ 78	−69 +20	zweite Retina.
V. a	+ 40	−85 +15	neues Thier; isolirte Retina.
	+ 20	−83 +19	„
b	− 55	+65 − 9	Retina des andern Auges.
	− 20	+50 − 5	„
VI. a	+ 98	− 5 0	Bulbus 24 St. im Dunkeln aufbewahrt nicht eingesunken. Pupille reagirt vortrefflich auf Licht.
	+ 87	− 5 + 1	
b	+ 87	− 5 0	zweites Auge ebenso, etwas verletzt.

Salamandra maculosa.

VII. a	+ 21	−17 + 8	Stücke der hinteren Augenwand.
		− 9 + 7	„
b	− 46.	+29 −13	isolirte Retina.
	− 12	− 6 + 8 −10	„
	− 47	−11 +12 − 7	„

Triton cristatus.

VIII. a	+ 19	− 7 + 4	Hohlschaale mit Linse.
	+ 38	− 4 + 4½	„
	+ 31	− 4 + 3½	„

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
b	+ 11	— 8 + 2	dasselbe Präparat vom andern Auge.
	+ 3	— 4 + 4	"
c	+ 15	—12 +12	isolirte Retina aus dem ersten Auge.
	+ 12	—12 +10	"
d	+ 18	—20 + 7	aus dem zweiten Auge.
	+ 4	—18 +10	"
IX.	+131	— 5 + 9	andrer Triton; Hohlschaale mit Linse.
	+145	— 5 + 9	"
	+136	+ ½ — 1½ + 1½	Zweiter Bulbus; unversehrt.
	+131	+ 1 — 2 + 1	"

Diese Versuche bedürfen der Wiederholung bei günstigerer Jahreszeit, denn wenn man die Zahlen überblickt, so scheint es, als ob die Amphibien sich weniger dem Frosche, als den Fischen näherten. Beim Salamander trifft dies aber sicher nicht zu, da die isolirte Retina die dreifache Schwankung der Froschretina wiederholt deutlich zeigte. Wir müssen das Gleiche, als das normale aber auch für die Kröten und Tritonen vermuthen, weniger weil zuweilen jene 3 Schwankungen ebenfalls auftraten, worauf wegen der Kleinheit der Ausschläge nicht zu viel zu geben ist, sondern weil der zeitliche Verlauf der Scalenbewegung viel mehr an den Frosch, als an die Fische erinnerte, indem namentlich die größtentheils nur als pseudopositive zu bezeichnenden Schlußschwankungen weit plötzlicher auftraten, als bei den Fischen unter gleichen Bedingungen. Die Erscheinung glich durchaus der von

einer großen Zahl der Winterfrösche am Schlusse der Belichtung gewohnten, wo der positive Vorschlag der negativen Schwankung beim Kommen des Lichtes abnormer Weise fehlte.

VI. Von der Ursache der photoelectrischen Schwankungen.

Daß die photoelectrischen Vorgänge im Auge vornehmlich auf veränderliche electromotorische Kräfte und nicht auf Widerstandsänderungen zu beziehen seien, wurde von Anfang an wegen der Analogieen mit den bekannten Erscheinungen an Nerven, Muskeln und anderen irritablen Geweben vermuthet und geht aus den vorliegenden Darstellungen schon hervor, da vermuthlich *Holmgren* schon das fast selbstverständliche Compensationsverfahren verwendete, von dem wir auch in der Mehrzahl der Fälle vor jeder Belichtung Gebrauch machten, wenn es nicht grade bequemer war, den Gang des Dunkelstromes in den Pausen gelegentlich ohne Compensation zu verfolgen...

Bei der großen Verschiedenheit der Widerstände des ganzen Auges und der daraus hergestellten Präparate bis zur nackten Retina hin, hatte es Interesse, sowohl die electromotorische Kraft des Dunkelstromes wie die der Schwankungsströme zu bestimmen und es wurde daher versucht, die Kraft für den Bulbus und die Netzhaut in Bruchtheilen der Kraft eines *Daniell*'schen Elements auszudrücken. Wir bedienten uns dazu des von *du Bois-Reymond* angegebenen Verfahrens [1]).

Um die uns früher schon beim Gebrauche eines kupfernen Compensatordrathes von 0,8 mm. Durchmesser ersichtlich gewordene geringe E. K. der Netzhautströme wenigstens, welche kaum an die eines Nerven heranreichen, genügend abstufen zu können,

[1]) Gesammelte Abhandl. II. S. 234.

erhielt das Reochord einen Kupferdrath von 1,05 mm. Durchmesser, und um für diese Verhältnisse eine handliche Zahl der Graduationsconstante zu gewinnen, wurde dem so wenig Widerstand bietenden Drathe eine Länge von 10 Metern gegeben. Die so erzielte Graduationsconstante betrug 0,00002 D.

Die folgenden am Frosche gefundenen Werthe sind weder maximale noch minimale, sondern entsprechen den Zahlen, welche in einer Reihe nur zu diesem Zwecke ausgeführter Versuche erhalten wurden. Einerseits wurde der Dunkelstrom, andrerseits die Größe der Schwankungen bestimmt; beim Bulbus regelmäßig die erste positive Schwankung, bei der Retina die Größe der wirklichen negativen, sei es daß dieselbe, wie so häufig bei den Winterfröschen, allein oder mit dem positiven Vorschlage auftrat.

Bulbus.	Dunkelstrom in Dan.	Erste + Schwankung in Dan.	
1.	0,00914	0,00032	
2.	0,00772	—	
3.	0,00664	0,00046	
4.	0,00544	0,00016	2. +(Schluß-)Schwankung 0,00034.
5.	0,00082	0,00028	
5a.	0	0,00044	

Retina, isolirt.	Dunkelstrom in Dan.	Negative Schwankung in Dan.	
1.	0,00011	0,00022	
2.	0,00102	0,00040	
2a.	0,00034	0,00014	bei vorausgegangener +S.
3.	0,00200	0,00184	
3a.	0,00038	0,00028	b. v. +S.
4.	0,00260	0,00088	„
4a.	0,00044	0,00014	„
5.	0,00056	0,00036	„

Die Bestimmung der ersten positiven Schwankung am Bulbus bereitet, da sie während mehr als minutenlanger Belichtung anhält, keine Schwierigkeit, ebensowenig, wo sie allein auftrat, die in gleicher Weise anhaltende negative an der isolirten Retina. Dagegen war des raschen Verlaufes wegen, der ersten und zweiten

positiven an der Retina mit dem Compensator kaum zu folgen. Wo die negativen Schwankungen mit positivem Vorschlage gemessen wurden, begann die Compensation in dem Momente, wo die negative das Vorzeichen ihres Werthes wirklich umkehrte, also mit vollkommenem Ausschlusse des Vorschlages.

Nach diesen Messungen wird kaum angenommen werden, daß Widerstandsänderungen an den electrischen Vorgängen im Sehorgane Antheil haben, und es gäbe demnach keinen Grund für die, seit *Willoughby Smith*'s merkwürdiger Entdeckung der Widerstandsänderung des Selens durch Licht, mehrfach gehörte Vermuthung, daß die Retina nicht nur der Selenplatte vergleichbar sei, sondern auch das Vermögen, Lichtbewegung in Nervenerregung umzusetzen, dem gleichen photoelectrischen Verhalten danke. Nach der jüngsten glänzenden Verwendung, welche *Graham Bell* dem widerstandsveränderlichen Selen am Telephon zu geben wußte, indem er dieses zum Photophon verwandelte, mußte man sich freilich sagen, daß es kein Kunststück mehr sein werde, Lichtschwankungen aller Art zur Erregung des physiologischen Rheoskops tauglich zu machen, aber dies würde physiologische Probleme zunächst in derselben äußerlichen Weise nur berühren, wie etwa der so ziemlich von Jedermann nach dem Ankaufe des ersten Telephons angestellte Versuch, Froschschenkel durch Anrufen zum Zucken zu bringen, welcher Niemand auf den Gedanken bringt, das Gehörlabyrinth dem Telephon zu vergleichen. Indeß machten die Andeutungen *Bell*'s über ein allgemeineres Vorkommen der photorheostatischen Eigenschaften des Selens an allerlei andern, dessen kaum verdächtig gewesenen Dingen es fast zur Pflicht, die Netzhaut in dieser Richtung nicht ungeprüft zu lassen.

Die überlebende Retina wußten wir dazu vorerst in keiner andern Weise zu verwenden, als indem wir den Dunkelstrom mit Hilfe des Compensatorstromes entweder verstärkten oder aufhoben

und einen entgegengesetzten Strom durch das Präparat sendeten. In dem Grade, in welchem dies ohne Aenderung der stets benutzten Einrichtungen ausführbar war, haben wir den Versuch sehr häufig angestellt, an nicht mehr auf Licht reagirenden Präparaten aller Art fast regelmäßig, ebenso an schwach reagirenden, sowie an ohne Licht stromlosen, ohne aber jemals auf Etwas zu stoßen, das photorheostatische Aenderungen auch nur hätte vermuthen lassen. Wo Reaction auf Licht bestand, zeigten sich die Schwankungen unter jenen neuen Verhältnissen vielmehr in jeder Beziehung unverändert, während das Licht da, wo es nach irgendwelchen Mißhandlungen des Präparates, wie durch Frierenlassen, Erwärmen, Kohlensäurewirkung, Tetanisiren des Bulbus oder der Retina (was die Schwankungen sehr rasch aufhebt) für sich keine electrische Reaction mehr veranlaßte, auch während der Durchströmung ohne Einfluß blieb. Hierauf wurde versucht, ob stärkere Ströme einiger *Daniell*'scher oder *Grove*'scher Elemente in der einen oder andern Richtung durch die Retina oder durch den ganzen Augengrund gesendet veränderlichen Widerständen begegneten, wenn man abwechselnd Licht zum Objecte treten ließ. Im letzteren Falle wurde besonders rasche intermittirende Belichtung von sehr verschiedener Frequenz angewendet und zum Telephon oder zum Froschschenkel gegriffen; indeß stets resultatlos. Dabei wurde gelegentlich starke negative, den zugeleiteten Strom ziemlich lange überdauernde Polarisation der Retina gefunden, unabhängig, wie zu erwarten, von dem Verhältnisse der Richtungen des polarisirenden und des Dunkelstromes. Doch gab auch der spätere Polarisationsstrom keiner zuvor um die photoelectrische Reaction gebrachten Netzhaut das Vermögen dazu wieder. Die zugeleiteten Ströme setzten den Beobachtungen übrigens sehr bald eine Grenze, da sie die Retina tödteten, wie es scheint durch die mit den Thon-Lungenelectroden nicht zu umgehende Ausscheidung electrolytischer Schädlichkeiten. Man brauchte eine frische Netzhaut nur auf

die einmal benutzten Lungen zu legen, um sie alsbald reactionslos gegen Licht zu finden.

Da in der gewöhnlich epithellos erhaltenen Netzhaut keine Andeutungen photorheostatischer Vorgänge zu entdecken waren, konnte die Frage nach solchen noch bezüglich der epithelbedeckten oder des Retinaepithels selbst, das bisher überhaupt nicht photoelectrisch wirksam gefunden worden, aufgeworfen werden. Um darüber Aufschluß zu erhalten, setzten wir aus starken, $^1/_2$ pCt. NaCl enthaltenden Leimlösungen gegossene, kurze Cylinder, deren eines Ende durch Abschmelzen eine in den Grund des Froschauges genau passende halbkuglige Form erhalten hatte, in Augen, deren Retina unter Hinterlassung des ganzen Epithels ausgeschlüpft war, und leiteten einerseits mittelst einer die Sclera hinten weit umfassenden Thonelectrode, andrerseits mit Hilfe des an seinem Mantel rings von Thon umschlossenen durchsichtigen Leimcylinders electrische Ströme durch das Präparat, das dann von einem unter der Leimelectrode angebrachten Spiegel nach Wunsch Licht erhielt. Das in jeder Weise modificirte Experiment ergab nur negative Resultate und weder das Epithel mit Chorioïdea und Sclera, noch erstere beiden allein zeigten während des Durchganges von Strömen verschiedenster Kraft und wechselnder Richtung an irgend welchem Rheoskope Schwankungen der Stromintensität bei irgend einer Art des Belichtens an, wie es hätte eintreten müssen, wenn das Licht die Widerstände änderte. Da bei derartigen Versuchen auf möglichst kleine Widerstände Werth zu legen ist und das letztverwendete Verfahren dieselben am meisten verminderte, wurde es auch an dem gesammten Augengrunde mit der Retina, ferner an dieser im epithelfreien oder epithelbedeckten Zustande benutzt: jedoch ohne Erfolg.

Endlich ließen wir die gesammten, in entfärbter Galle von 2,5 pCt. löslichen Stoffe der Retina oder des Epithels, sowie Mischungen beider Lösungen in 6 Ctm. langen U-förmigen Röhren

von etwa 1 Ctm. Durchmesser gefüllt, mittelst der unpolarisirbaren, jederseits eintauchenden Electroden durchströmen und sowohl in toto, wie an einzelnen Stellen oder an einer der Electroden vom Lichte treffen. Wie die Belichtung für sich daran keine electromotorischen Kräfte hervorrief, so erzeugte sie auch keine Aenderungen des Widerstandes.

Der letztere Versuch wird nicht verfehlen, an *Holmgren*'s eigenthümliches Unternehmen zu erinnern, die Abwesenheit photoelectrischer Schwankungen an einem in Alaun gehärteten Kaninchenbulbus ausdrücklich zu erweisen [1]). Immerhin kann jener Versuch, wie der unsrige und gleich unseren Erfahrungen an der im Dunkeln ohne Alaunbehandlung abgestorbenen, mit unverändertem Sehpurpur versehen gebliebenen, aber electrisch unwirksam gewordenen Retina dazu dienen, die photoelectrischen Vorgänge mit den photochemischen in der Netzhaut für nicht direkt verbunden zu erklären, keineswegs indeß, um *Holmgren*'s Ansicht zu stützen, daß der Sehpurpur auch mit dem Sehen nichts zu schaffen habe, was nicht einmal durch das „Sehen ohne Sehpurpur" [2]), geschweige denn durch *Holmgren*'s Constatirung der electrischen Schwankungen an Augen mit lichtgebleichtem Purpur oder nach unsern Beobachtungen der Schwankungen an ausgeblichenen Froschnetzhäuten wahrscheinlich wird.

Indem wir den in dieser Abhandlung geschilderten Vorgängen den Namen photoelectrischer gaben, wählten wir nur unter dem Zwange des Gebrauches einen bequemen Ausdruck und verbanden damit keine Beziehung zu ähnlich bezeichneten, wie z. B. den thermoelectrischen.

Wir sind vielmehr der Meinung, daß zwischen dem Zutreten des Lichtes und den electrischen Vorgängen mindestens

[1]) Bd. II. dsr. Unters. S. 81.

[2]) Vergl. Bd. I. dsr. Unters. S. 119.

ein Vorgang liege, der als erstes Glied der langen Kette, die Empfindung heißt, aufzufassen ist. Kann man annehmen, daß der photochemische Proceß der Purpurbleiche auch in den geschichteten Außengliedern der Stäbchen für sich keine electrischen Kräfte entwickelt, so wird dies auf alle hypothetischen Sehstoffe zu übertragen sein, mögen dieselben in den Außengliedern der Sehzellen oder in deren Innengliedern selbst, ja in den Bärten der Epithelien, die an jene heranreichen, stecken. Wir sind sehr geneigt, keinen der Zersetzungsprocesse, welche das Licht an diesen Stoffen erzeugt, für die direkte Ursache der electrischen Vorgänge zu halten, sondern vermuthen deren Quelle, wie bei allen thierisch-electrischen Erscheinungen in dem regsamsten, nicht cuticular erhärteten, also in den Innengliedern der Sehzellen enthaltenen Protoplasma, dessen Erregung durch photochemische Zersetzungsproducte (Sehreger) sich u. A. in dem Auftreten und in dem Wandel [1]) electrischer Kräfte zu erkennen giebt. Demnach sollen die photo-electrischen Vorgänge wol als objective Zeichen des Sehactes in den Sehzellen betrachtet werden, so gut wie der photochemische Proceß der Purpurbleiche, aber als von anderer Ordnung, nämlich als physikalische Zeichen jenes Zustandes der Erregung, welcher der unmittelbare Vorläufer der Erregung in der zugehörigen Nervenfaser (Stäbchen- und Zapfenfaser) ist.

Um ein Bild zu gebrauchen, mag man sich einen Muskel, aufgehängt in einer Glasröhre, sammt dieser als das vorliegende Object denken und annehmen, daß zu den z. B. mit Salmiak beschlagenen inneren Glaswänden etwas Kalilange trete und in

[1]) Es wird kaum nöthig sein, ausdrücklich hervorzuheben, daß der Name „Schwankungen“, den wir nebst den Prädicaten „positiv“und „negativ“ gegeben vorfanden, in vielen Fällen ein uneigentlicher, nicht direkt zutreffender ist, da man bei stromloser Retina von Schwankungen und deren Vorzeichen nur reden kann, wenn ein bestimmtes Spannungsverhältniß der Vor- und Rückseite der Retina von andern Fällen her zu Grunde gelegt wird.

der Röhre NH_3 entwickle; dann würde das Aetzkali dem Lichte oder dem Reize erster Ordnung, der Salmiak dem Sehstoffe (Purpur), das Aetzammoniak dem Sehreger (Schweiß) entsprechen, die Bildung des NH^3 und des KCl dem photochemischen Processe oder dem Reize zweiter Ordnung, die myoelectrische Schwankung den photoelectrischen Vorgängen; und wie es Gründe giebt, neuroelectrische Vorgänge als Erreger der myoelectrischen und der Muskelcontraction anzusehen, so könnten auch die photoelectrischen in den Sehzellen Erregungsmittel der peripheren Opticusausstrahlung werden.

Erklärung der Tafeln.

Tafel 3.

Schematische Uebersicht der photoelectrischen Schwankungen.

Die Abscissenaxe *o o* ist nur für die obersten, dem Strome des N. opticus angehörigen Curven als fest anzunehmen, während sie für sämmtliche übrigen jede Höhe unter oder über denselben einnehmen kann.

Die auf weißem Grunde verzeichneten Curvenstücke geben den Gang des Stromes beim Kommen und während der Dauer der Belichtung wieder, die auf schwarzem Grunde links von den weißen Theilen den Dunkelstrom, rechts die mit der Lichtentziehung beginnenden Schwankungen.

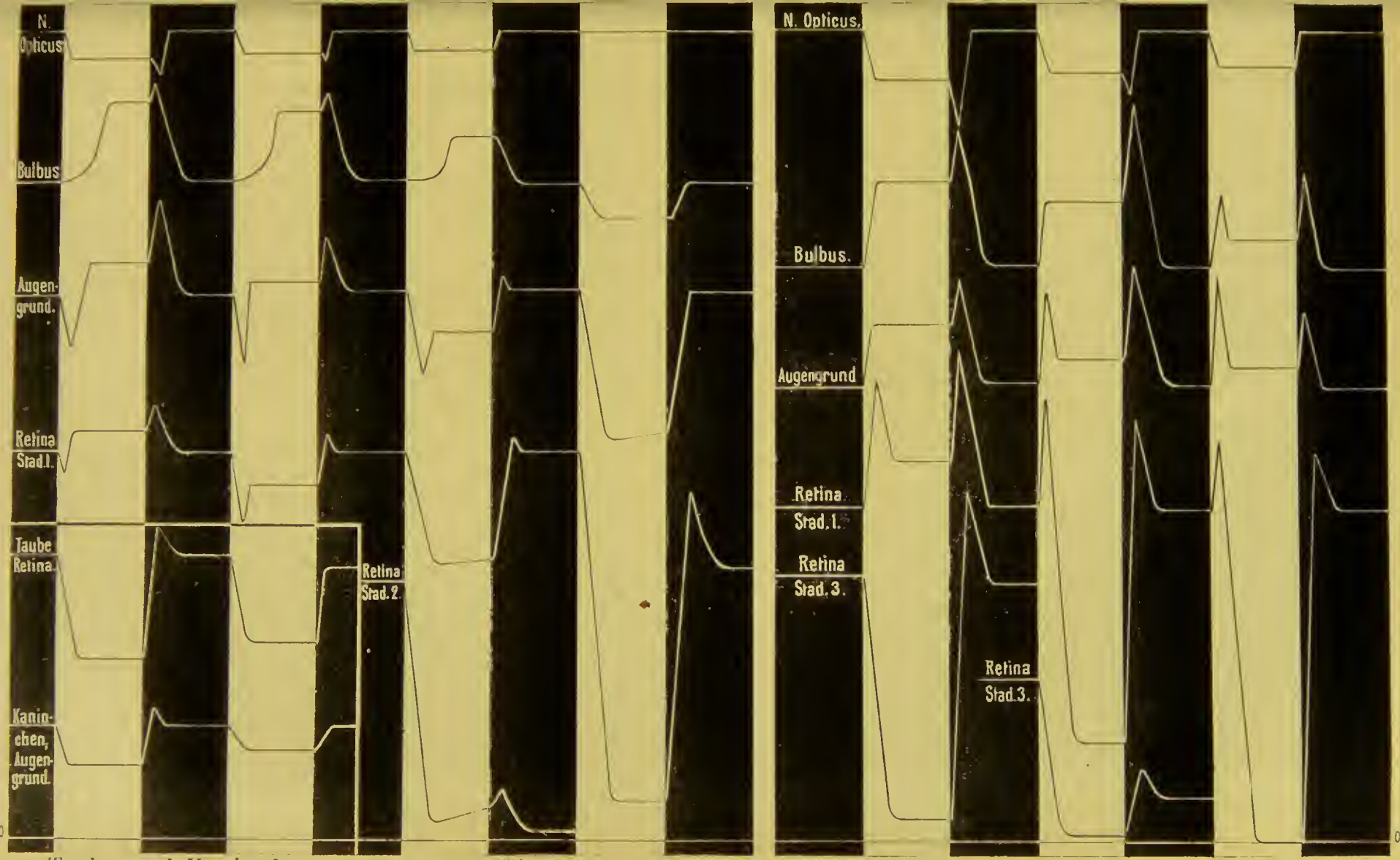
Tafel 4.

Dunkelströme und photoelectrische Schwankungen

nach z. Th. in den Tabellen angegebenen, z. Th. nur für die graphische Darstellung ausgeführten Versuchen.

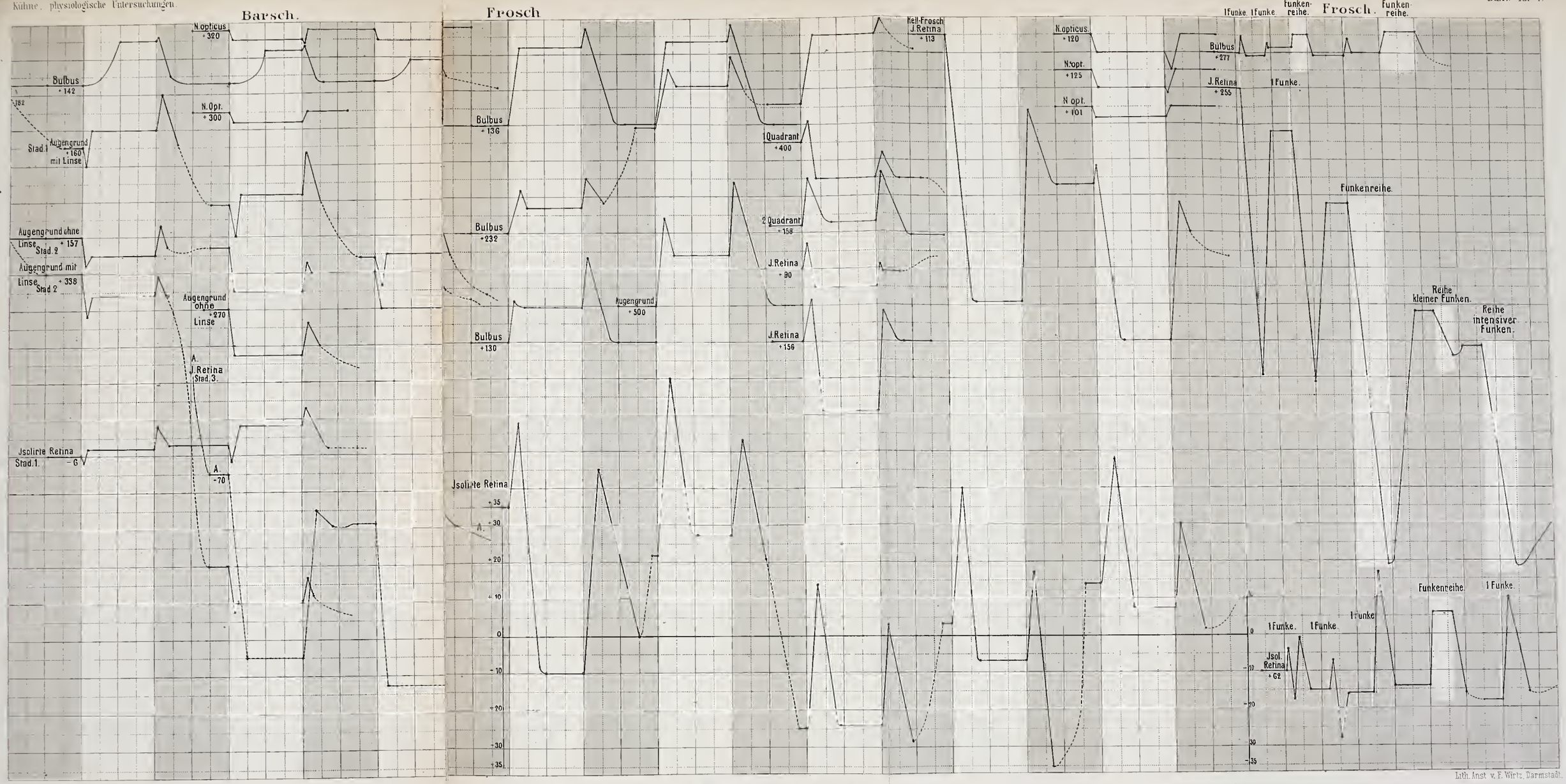
Die Abcissenaxe konnte nur bei dem einen, durch die bezifferte Scala hervorgehobenen Versuche gezeichnet werden; die Abscissenabschnitte für Licht (weiß) und Dunkelheit (schattirt) sind willkürliche, da die Zeiten in die Darstellung nicht mit aufgenommen sind und wechselnde waren. 1 mm. Ordinatenhöhe = 1 Scth. der Ablesung; mit — Vorzeichen versehene Zahlen bedeuten abnorme Richtung des Retinastromes (+ Stäbchenseite) und daß die Figur unter der Abscisse zu denken ist.

Im Allgemeinen sind, um die Darstellung in mäßigem Raume geben zu können, Versuchsreihen mit kleinen Ausschlägen gewählt, ausgenommen beim N. opticus und dem unversehrten Bulbus. 1 Theilstrich des Netzes = 5 mm.



Taube und Kaninchen. Fisch. Frosch.

Lith. Anst. v. E. Wirtz, Darmstadt



Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.